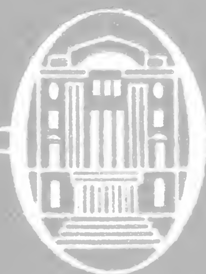
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 70

1

ЯНВАРЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Э. Н. Липпа* и *Э. Г. Рабинович*

Сдано в набор 11.10.84. Подписано к печати 27.12.84. М-31115. Формат бумаги 70×108[1]/[16].
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.00.
Усл. кр.-отт. 14.44. Уч.-изд. л. 16.02. Тираж 2375. Тип. зак. 1968.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 70

1

ЯНВАРЬ



«Н А У К А»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1 9 8 5

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 005 : 581.47 : 582.992

А. А. Колаковский

ТИПЫ ПЛОДОВ У КОЛОКОЛЬЧИКОВЫХ *(CAMPANULACEAE)*

A. A. KOLAKOVSKY. FRUIT TYPES IN THE *CAMPANULACEAE*

На основании морфологического изучения коробочек ряда родов сем. *Campanulaceae* установлены две резко различные группы карпологических типов: безаксикорновые, преимущественно с твердостенными коробочками, и аксикорновые, мягкостенные, обладающие специализированным органом — аксикорном (Колаковский, 1976), обеспечивающим вскрывание коробочки. На основании выявленных карпологических типов представилась возможность разукрупнения рода *Campanula* и выделения ряда новых монотипных родов. Отмечена необходимость дальнейшего пересмотра карпологии всего сем. *Campanulaceae* в глобальном масштабе.

Необходимость типификации коробочек в сем. *Campanulaceae* возникла, во-первых, вследствие недостаточно точного описания их в крупнейших «Флорах» (Федоров, 1957; Tutin e. a., 1965; Damboldt, 1978), обусловленного прежде всего несовершенством существующих карпологических терминов и, во-вторых, множественностью выявившихся типов с проявлением среди них конвергентных форм. Это необычайное разнообразие карпологических типов в семействе колокольчиковых не нашло отражения ни в специальных монографиях (Schoehland, 1889), ни в карпологических классификациях (Левина, 1951, 1957; Каден, 1965).

В этом далеко еще не законченном процессе выделения карпологических типов колокольчиковых и их типификации признается необходимым каждый тип коробочек не только характеризовать достаточно четким диагнозом, но и выделять для него свой карпологический тип, который основывался бы на соответствующем «типовом виде», примерно, как это принято в таксономии, устанавливается типовой вид для каждого рода. Этими данными по карпологии впоследствии должны пополниться диагнозы родов и видов колокольчиковых.

При типификации коробочек колокольчиковых мы используем следующую терминологию:

Аксикорн (Axicornus) — специализированный орган у некоторых родов семейства колокольчиковых, прикрепленный к осевой колонке, изгибающийся наподобие рога при уменьшении влажности и обеспечивающий образование различных отверстий на покровах коробочки, а также цветоложа и тем самым способствующий диссеминации. По форме, размеру, местам прикрепления и местам разрыва стенок аксикорны проявляют значительное и еще полностью не выявленное разнообразие, что уже частично отмечено для кавказских видов рода *Campanula* (Колаковский, Сердюкова, 1980), а также других родов колокольчиковых.

Трещинка (Rimula) — мелкие, обычно узкие линейно-овальные отверстия на стенках коробочки, закладывающиеся в тканях мезокарпа. Способ вскрывания путем образования трещинки отмечен только для рода *Musschia*.

Щель (Fissura) — весьма распространенный способ вскрывания, отмеченный у ряда родов семейства колокольчиковых. Обычно это полулунной формы отверстия, образуемые раздвиганием различных тканей, чаще всего наблюдаемые на участках между развилкой скелетных жилок и наружными стенками коробочки. В отдельных случаях этот термин, по-видимому, соответствует «подкововидному вскрыванию» (Каден, 1964). Различаются следующие варианты щелей:

а) Аксикорновая щель (Fissura axicornuta) образуется в нижней части коробочки с помощью носика аксикорна, отодвигающего наружные стенки коробочки от скелетных жилок. При изгибании аксикорнов сминаются внутренние, обычно очень тонкие стенки перегородок. Этот тип щели наблюдается у родов *Campanula*, *Hemisphaera*, *Phyteuma* и др.

б) Створчатая безаксикорновая щель (Fissura valvata) образуется на тех же участках коробочки с помощью изгибающихся наружу нижних концов створок в твердокапсульных коробочках видов родов *Annaea* и *Pseudocampanula*. Внутренние стенки перегородок у таких коробочек обычно твердые, утолщенные, представляют собой кили створок, которые изгибаются, но не сминаются.

в) Автономная щель (Fissura autonomna) образуется на тех же участках коробочки, причем раздвигание тканей обеспечивается располагающейся между ними узкой полоской легко разрушающейся паренхимы. При этом происходит автономное изгибание кверху кончика верхней «губы» щели. Этот тип отмечен только для коробочек рода *Azorina*.

П о р а (Porus) — округлые мелкие отверстия на наружных покровах коробочки, расположенные на линии срастания с внутренней перегородкой. Образуются они автономно путем раздвигания краев поперечной трещины с последующим расширением отверстия на мелком округлом более темном участке; одновременно происходит узкоклиновидный разрыв внутренней перегородки. Этот оригинальный тип отмечен пока только у коробочек рода *Gadellia*.

К л а п а н или к л а п а н н а я п о р а (Porus membranae) — отверстия на наружных покровах коробочки, обычно при основании зубцов чашечки, образуемые путем отрыва небольшого участка ткани округлым носиком аксикорна или всей его поверхностью. Различают два типа:

а) Ступенчатый клапан (Porus membranae scaliformis). От наружных отверстий в верхней части коробочки наблюдается «мешковидное» впячивание тонкостенной прозрачной ткани. К основанию этих «мешочков» прикреплены носики очень мелких, обычно изогнутых аксикорнов, которые при дальнейшем изгибании внутрь разрывают стенки этих мешочков, открывая таким образом намеченные уже отверстия. Характерен для видов рода *Neocodon*.

б) Плоский клапан (Porus membranae platyphyllus) — обычно удлиненные мелкие отверстия в верхней части коробочки, часто с рваными краями; образуются при серповидном изгибании наружу всей поверхности обычно узкоклиновидного аксикорна, сросшегося полностью с наружными покровами коробочки. Отмечен только у видов рода *Legousia*.

Д ы р о ч к а (Foramen) — отверстия гладко- или рванокраевые на наружных покровах коробочки; образуются приподнимающимся носиком аксикорна, обычно несколько укороченного. Отмечен у видов родов *Hyssaria*, *Sergia*, *Michauxia*.

О к о н ц е (Fenestra) — отверстия в верхней части коробочки в углах схождения толстых скелетных жилок, овальные или округлые, до созревания семян закрытые тонкостенной тканью. Различаются два типа:

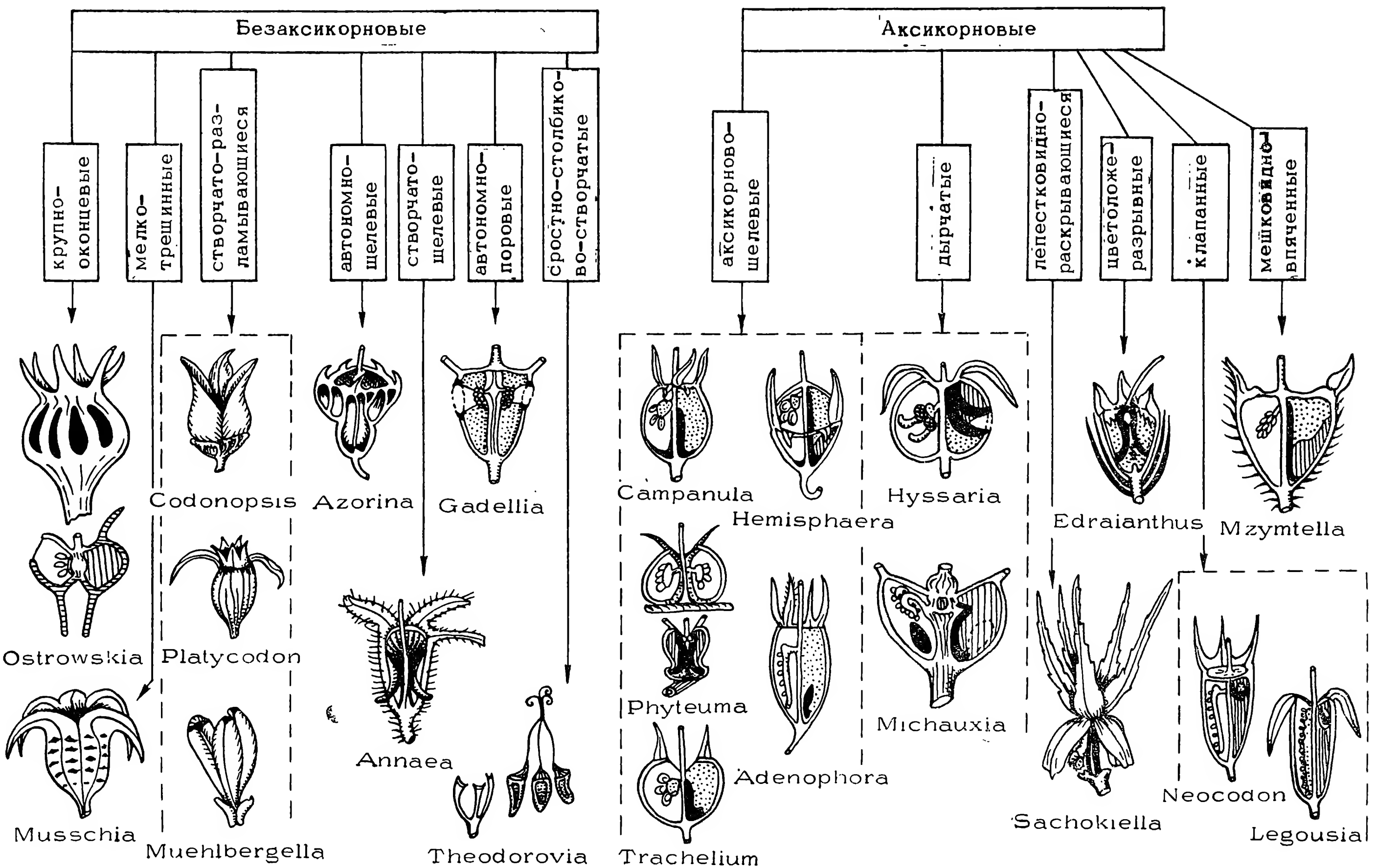
а) Крупное оконце (Fenestra typica) — с образованием срединной вертикальной трещины и последующим улиткообразным заворачиванием внутрь участков ткани оконца. Отмечен только для рода *Ostrowskia*.

б) Мелкое оконце (Fenestrella) — обычно округлые отверстия, располагающиеся наверху коробочки в углах схождения скелетных жилок, с не всегда разрушающейся тканью, закрывающей оконце. Вероятно, это рудиментарное образование; наблюдается оно редко, только у некоторых коробочек рода *Annaea*.

Все выделенные типы коробочек видов семейства колокольчиковых рассмотрим в порядке их расположения (см. схему, где даны их изображения).

Для полноты сведений по отдельным типам приводятся следующие данные: название карпологического типа и его типового вида, на основании которого он выделен. В отдельных случаях, в особенности для недавно выделенных новых родов, приводится литературный источник с указанием рисунков, более детальных, чем на схеме. Далее даются карпологическое описание (диагноз типа) и, наконец, краткая ботанико-географическая характеристика рода. Для более крупных родов, намеченных к обнародованию, приводятся также списки включенных в них видов в новых комбинациях.

Типы коробочек колокольчиковых



Безаксикорновые типы

1. Крупнооконцевые типы.

Тип Островскии (*Ostrowskia* Regel). Типовой вид — *O. magnifica* Regel (Колаковский, 1982а, рис. 1). Коробочки неразламывающиеся, крупные, до 35 мм в диам., твердостенные, с крупной воздушной полостью в основании широкой цветоножки. Внутренняя часть стенок и скелетных жилок заполнена слоем белой губчатой паренхимы, до 5 мм толщ., которая, как покрывалом, окружает весь гинецей, кроме оконцев и цветоложа. В верхней части коробочки располагаются 14—16 крупных оконцев, затянутых прозрачной тканью, разрывающейся впоследствии вертикальной трещинкой посередине.

Монотипный род, свойственный горам Средней Азии; произрастает в условиях достаточного увлажнения.

2. Мелкотрещинные типы.

Тип Мушии (*Musschia* Dumort.). Типовой вид — *M. wollastonii* Löve (Schoenland, 1889, fig. 27). Коробочки неразламывающиеся, довольно крупные, с кожистыми оболочками и остающимися зубцами чашечки. По всей поверхности коробочки между скелетными жилками развиваются довольно многочисленные мелкие поперечные трещинки, закладывающиеся в ткани мезокарпа. Монотипный, эндемичный для о. Мадейры род. По А. Декандолю, это «кустарники необычного вида» (Шулькина, 1978).

3. Группа створчато-разламывающихся типов. Коробочки твердостенные, с 3 или 5 сильно лигнизированными створками, с хорошо выраженным внутренним килем (утолщенная перегородка). Раскрывание происходит вследствие раздвигания зубцами створок коробочки на верхушке, либо раздвиганием всех створок до основания коробочки. Отмечено три типа:

а) Тип Кодонопсиса (*Codonopsis* Wall.). Типовой вид — *C. clematidea* (Schrenk) C. B. Clarke. Коробочка раскрывается сильным раздвиганием верхних частей створок. Цветоложе конусовидное, возвышенное. Завязь почти верхняя.

Род, свойственный мезофильным лесным и луговым стациям от Восточной Азии до Тянь-Шаня.

б) Тип Ширококолокольчика (*Platycodon* A. DC.). Типовой вид — *P. grandiflorus* (Jacq.) A. DC. (Schoenland, 1889, fig. 27). Коробочка раскрывается зубцами на верхушке. Завязь полунижняя.

Монотипный род, свойственный преимущественно петрофильным стациям, а также сухим лугам в горных системах от Восточной Азии до Даурии.

в) Тип Мюлбергеллы (*Muehlbergella* Feer). Типовой вид — *M. owereniana* (Rupr.) Feer (Feer, 1890, tabl. 8). Раскрывание очень мелкой коробочки происходит в результате полного раздвигания створок до самого основания коробочки. Цветоложе плоское. Завязь нижняя.

Монотипный род, свойственный известнякам Дагестана. Палеоэндемик с своеобразной морфологией.

4. Автономно-щелевые типы.

Тип Азорины (*Azorina* Feer). Типовой вид — *A. vidalii* (Watson) Feer. Коробочки довольно крупные, с кожистыми створками, открывающиеся внизу, в месте развилки скелетных жилок самостоятельно вскрывающейся полулунной щелью. Верхняя часть щели — «губа» — легко отделяется от развилки жилок в результате разрыва очень тонкого слоя паренхимы, располагающегося между губой и развилкой жилок. Цветоложе широкое, плоское. Зубцы чашечки остающиеся. Коробочки почти двухъярусные вследствие того, что скелетные жилки в средней части коробочки глубоко вдавленные посередине; стенки в этом месте также вдавленные, часто доходят почти до осевой колонки.

Эндемик Азорских островов. Карликовое деревцо (Шулькина, 1978). Облигатный петрофит.

5. Группа створчато-щелевых типов.

Коробочки твердостенные, раскрывающиеся путем образования щелей в нижней развилке скелетных жилок. Эти щели образуются в результате отгиба наружу нижних частей створок, которые сохраняются на второй год в виде капсулы с открытыми лишь нижними щелями, или же разламываются. Зубцы чашечки сохраняющиеся. Отмечено два типа: а) Тип Аннеи (*Annaea* Kolak.).

Типовой вид — *A. hieracioides* (Kolak.) Kolak. (Колаковский, 1979а, рис. 1). Цветоложе вогнутое. Коробочка твердостенная, неразламывающаяся в конце плодоношения. Скелетные жилки очень толстые, сильно выступающие. На некоторых коробочках имеются рудиментарные мелкие оконца (Колаковский, 1979а, рис. 2).

Узколокальный эндемичный реликтовый род, свойственный петрофильным стациям известняков ущелья Геги в Абхазии.

б) Тип Ложноколокольчика (*Pseudocampanula* Kolak.). Типовой вид — *P. dzaaku* (Albov) Kolak. (Колаковский, 1979а; 1980а, рис. 3). Цветоложе плоское. Коробочка твердостенная, разламывается по створкам после образования щелей в ее основании, впоследствии разрушается цветоложе.

Узколокальный эндемичный реликтовый род, свойственный известняковым петрофильным стациям Мегрелии и Восточной Абхазии.

6. Автономно-поровые типы.

Тип Гаделии (*Gadellia* Schulkina). Типовой вид — *G. lactiflora* (Bieb.) Schulkina (Шулькина, 1979; Колаковский, 1980в, табл. 1). Коробочки некрупные, довольно мягкостенные, с широким плоским цветоложем. Поры в числе 1—3 на каждой линии срастания наружных покровов с внутренней перегородкой. Образованию поры предшествует появление темного округлого пятнышка, на котором возникает поперечная трещина; при ее раздвигании образуется округлая пора, а внутри коробочки происходит узкоклиновидный разрыв внутренней перегородки. Зубцы чашечки остающиеся.

Род монотипный, реликтовый, типичный элемент высокотравья Кавказа.

7. Сростно-столбиково-створчатые типы.

Тип Федоровии (*Theodorovia* Kolak.=*Fedorovia* Kolak., Колаковский, 1980б, табл. II, рис. 2). Типовой вид — *Th. karakuschensis* (Grossh.) Kolak. (Колаковский, 1980б, рис. 1). Оригинальный тип полностью разламывающихся коробочек с твердостенными сильно лигнизированными створками, которые срастаются с покровами чашечки, а также с участками цветоложа и основаниями долей столбика, а затем в виде спаянного агрегата выпадают из остатка чашечки, представленной в это время только тремя вильчатыми на концах скелетными жилками. Зубцы чашечки опадающие. В этом процессе полного распадения коробочки четко выражено явление «фиксации в гистогенезе плода определенных линий разлома» (Каден, 1964).

Аксикорновые типы

8. Группа аксикорново-щелевых типов.

Эта группа довольно полиморфная, весьма разнообразная по строению коробочек и еще полностью не изученная. Мы отметили в ней 5 типов.

а) Тип Колокольчика (*Campanula* L. excl. *Hemisphaera*, *Neocodon*, incl. *Symphyandra*). Типовой вид — *C. latifolia* L. (Колаковский, 1980в, табл. 1, *1*). Цветоложе плоское, довольно широкое. Аксикорны почти апикальные с широким носиком, приподнимающим довольно плотные покровы коробочки и образующие при этом широкую щель. Семеносцы сердцевидные. Зубцы чашечки остающиеся.

После выделения из гетерогенного рода *Campanula* нескольких монотипных новых родов, а также почти 40 новых видовых комбинаций, отнесенных к родам *Hemisphaera* и *Neocodon* (=*Rapunculus* Fourr.), в данном роде настоящего колокольчика сейчас насчитывается около 250 видов, все еще нуждающихся в исследовании их карпологических структур.

б) Тип Гемисферы (*Hemisphaera* Kolak.). Типовой вид — *H. doluchanovii* (Charadze) Kolak. (ined.).

Цветоложе возвышенное, соответствующее ширине коробочки, обычно более крупное, чем нижняя часть чашечки, долго остающееся неразрушенным в процессе естественной мацерации. Аксикорны очень длинные, апикальные, расположены почти под основанием столбика. Зубцы чашечки остающиеся. Нижняя половина коробочки «чашечная», обычно ширококоническая, чаще всего сильно ребристая, с вогнутыми гранями, доходящими до половины длины

аксикорнов. Семеносцы сердцевидные. Семена крупные, плоские, обычно узкокрылатые, немногочисленные, не более 50—60 в коробочке.

Почти все виды — типичные петрофиты высокогорий, доходящие до высот более 3000 м над ур. м., очень редко спускающиеся до нижнего лесного пояса. Вероятно, весь род или преобладающее число его видов — кавказские, широко распространенные как на Большом, так и на Малом Кавказе. Довольно много узколокальных эндемиков, нередко приуроченных только к известнякам.

В связи с тем что данная комбинация еще не обнародована, считаю целесообразным привести полный список видов этого нового рода: *H. alpigena* (C. Koch) Kolak., *H. anomala* (Fomin) Kolak. et Serd., *H. ardonensis* (Rupr.) Kolak. et Serd., *H. argunensis* (Rupr.) Kolak. et Serd., *H. armazica* (Charadze) Kolak., *H. aucheri* (A. DC.) Kolak., *H. bellidifolia* (Adam) Kolak. et Serd., *H. besengica* (Fomin) Kolak. et Serd., *H. ciliata* (Stev.) Kolak., *H. circassica* (Fomin) Kolak. et Serd., *H. doluchanovii* (Charadze) Kolak., *H. fominii* (Grossh.) Kolak. et Serd., *H. kryophila* (Rupr.) Kolak., *H. ledebouriana* (Trautv.) Kolak. et Serd., *H. meyeriana* (Rupr.) Kolak. et Serd., *H. radchensis* (Charadze) Kolak., *H. ruprechtii* (Boiss.) Kolak. et Serd., *H. saxifraga* (Bieb.) Kolak., *H. sosnowskyi* (Charadze) Kolak., *H. tridens* (Rupr.) Kolak.

в) Тип Кольника (*Phyteuma* L.). Типовой вид — *Ph. spicatum* L.

Коробочки двусторонне-симметричные, ладьевидные, с тонкими прозрачными оболочками. Цветоложе узкое, вогнутое. Аксикорнов два, апикальных, почти по всей длине сросшихся с наружной оболочкой, открывающих коробочку внизу щелями, иногда с разорванными краями. Семеносцев два, округлых, расположенных в гнездах широкой стороны коробочки. Зубцы чашечки остающиеся.

В роде более 30 видов, довольно широко распространенных в Европейско-кавказской подобласти Средиземногорной области и заходящих в Бореальную.

г) Тип Крапиволистника (*Trachelium* L.). Типовой вид — *T. caeruleum* L. Коробочки мелкие, почти шаровидные, с тонкими, почти прозрачными стенками. Цветоложе наполовину у́же диаметра коробочки, углубленное. Зубцы чашечки остающиеся. Аксикорны медиальные, мелкие, образуют щель в нижней части коробочки. Семеносцы почти округлые.

Олиготипный род, свойственный Средиземноморской области. Оригинальные полукустарники.

д) Тип Бубенчика (*Adenophora* Fisch.). Типовой вид — *A. marsupiflora* Fisch. s. l. Коробочка обратноконическая, с довольно тонкими стенками. Цветоложе широкое, плоское. Зубцы чашечки остающиеся. Аксикорны базальные, мелкие, сильно отдаленные от семеносцев, основания их отклонены от осевой колонки и располагаются в стенке перегородки, с носиком в углах развилок скелетных жилок, где они образуют мелкую аксикорновую щель. Семеносцы удлиненные, цилиндрические, с многочисленными мелкими семенами.

В роде до 50 видов, распространенных в основном в Средиземногорной области, от Тихого до Атлантического океана, ряд видов заходит в Бореальную область, где они достигают 60° с. ш. Растения лесов, лугов, степей, а также петрофильных стаций.

9. **Группа дырчатых типов.**

К этой группе относятся типы коробочек с тонкими оболочками, разрывающимися посередине носиком аксикорна. В результате образуется дырочка с гладкими или рваными краями. Отмечено два довольно различных типа.

а) Тип Гиссарии (*Hyssaria* Kolak.). Типовой вид — *H. lehmanniana* (Bunge) Kolak. (Колаковский, 1981, рис. 1—3). Коробочки почти шаровидные, с узким вогнутым цветоложем, по диаметру не превышающим $^1/_3$ диаметра коробочки. Аксикорны апикальные, слегка изогнутые, с носиком, приросшим к тонкой оболочке коробочки где-то в средней части. При изгибании аксикорна образуется дырочка, обычно с рваными краями. Резко отличным признаком являются серповидноизогнутые семена с шаровидной головкой.

Монотипный род, свойственный подобласти Высокой Азии, где развивается в ущельях Гиссарского и Зеравшанского хребтов. Типичный петрофит.

б) Тип Мишоксии (*Michauxia* L'Her.). Типовой вид — *M. laevigata* Vent. (Колаковский, 1982в, рис. 1—3). Коробочки крупные, ребристые, с довольно

тонкими стенками, 8—10-гнездные, с очень толстой осевой колонкой, в бороздках которой расположены небольшие, узкие аксикорны с вильчатым носиком, приросшим к ребру складки наружной оболочки, вдающейся внутрь коробочки. При сгибании аксикорна происходит разрыв наружной оболочки с образованием овальной дырочки с гладкими краями. Семеносцы 3-лопастные, на толстой ножке.

Олиготипный род с небольшим ареалом от северной части Аравийского полуострова до Южного Закавказья.

10. Лепестковидно-раскрывающиеся типы.

Тип Сахокиелы (*Sachokiella* Kolak.). Типовой вид — *S. macrochlamys* (Boiss) Kolak. (ined.). Коробочки удлиненно-яйцевидные, с тонкими оболочками и жилками, с очень узким, сильно лигнизированным цветоложем и крупными, более чем в 2 раза превышающими коробочку, узколанцетными зубцами чашечки. Раскрывание коробочки происходит с помощью длинных, тонких аксикорнов с небольшим носиком, разрывающим основания очень тонких скелетных жилок, после чего идет раздвигание 5 сегментов наружной оболочки, которые, как лепестки, приподнимаются слегка кверху. Характерны крупнобугорчатые семена, сидящие на удлиненном пленчатом семеносце.

Монотипный род с небольшим ареалом в Северной Турции и Южном Закавказье. Растения свойственны петрофильным стациям.

11. Цветоложе-разрывные типы.

Тип Эдрайантуса (*Edraianthus* A. DC.). Типовой вид — *E. croaticus* Kerner. Коробочки сплошь окружены жесткими прицветниками, конические, тонкостенные, но стенки с сетью тонких жилок, неподдающиеся разрушению. Аксикорны апикальные, сросшиеся основаниями, со свободными носиками, передвигающиеся по стенкам конической чашечки; после разрыва очень тонкой осевой колонки разрывают цветоложе. Семеносцы мелкие, сердцевидные. Зубцы чашечки остающиеся. Семена плоские, обычно узкоокаймленные, однотипные у всех видов рода.

В роде 20 видов, тесно связанных с известняковыми динаридами; ареал от Балкан до Апеннинского полуострова.

12. Группа клапанных типов.

Коробочки большей частью удлиненные, от клиновидно-призматических до узкоцилиндрических, открывающихся клапанами у верхушки. В этой группе различаются два типа, в основном по строению клапанов:

а) Тип Новоколокольчика (*Neocodon* Kolak. et Serd. ined.). Типовой вид — *N. rapunculus* (L.) Kolak. et Serd. (Колаковский, 1980в, табл. 1, *4*). Коробочки от обратно коротко-конических до удлиненно-конически-трубчатых, обычно 3-гранные, с более или менее тонкими стенками, широким плоским цветоложем. В верхней части коробочки хорошо выражены округлые отверстия ступенчатых клапанов с мелкими апикальными аксикорнами. Семеносцы длинные, языковидные, нередко доходящие до основания коробочки. Семена мелкие, многочисленные, некрылатые, блестящие.

К этому роду мы относим пока 15 видов: *N. abietinus* (Griseb. et Schenk) Kolak. et Serd., *N. albertii* (Trautv.) Kolak. et Serd., *N. altaicus* (Ledeb.) Kolak. et Serd., *N. beauverdianus* (Fomin) Kolak. et Serd., *N. carpaticus* (Jacq.) Kolak. et Serd., *N. hemschinicus* (C. Koch) Kolak. et Serd., *N. lambertianus* (DC.) Kolak. et Serd., *N. patulus* (L.) Kolak. et Serd., *N. persicifolius* (L.) Kolak. et Serd., *N. ponticus* (Albov) Kolak. et Serd., *N. sparsus* (Friv.) Kolak. et Serd., *N. spathulatus* (Sieb. et Sm.) Kolak. et Serd., *N. stevenii* (Bieb.) Kolak. et Serd., *N. turczaninovii* (Fed.) Kolak. et Serd., *N. volgensis* (Smirn.) Kolak. et Serd.

Род характерен в основном для Средиземногорной области в пределах Старого Света, но заходит в Бореальную. Это преимущественно растения лесов, лугов, степей, а также петрофильных стаций.

б) Тип Легузии (*Legousia* Durand). Типовой вид — *L. falcata* (Ten.) Fritsch. Коробочки обычно узко призматически-цилиндрические, с тонкими оболочками, широким цветоложем. В верхней части коробочки хорошо выражены довольно крупные широкоовальные отверстия, образованные узкоклиновидным плоским аксикорном. Семеносцы длинные, языковидные, доходящие обычно до

основания коробочки. Семена почти шаровидные, мелкие, многочисленные, блестящие. Зубцы чашечки остающиеся.

Род олиготипный. Растения из секции европейских легузий свойственны преимущественно сорным местообитаниям.

13. Мешковидно-впяченные типы.

Тип Мзымтеллы (*Mzymtella* Kolak.). Типовой вид — *M. sclerophylla* Kolak. (Колаковский, 1981, табл. I, *1—2*). Коробочки полусферические, опушенные жесткими щетинистыми волосками, сидящими на бугорочках с довольно плотными оболочками, с широким плоским цветоложем, 3-гнездные, в нижней половине мешковидно-впяченные, с основаниями мешочков, прилегающими к узким аксикорнам. Внутренние перегородки развиты только в верхней части коробочки. Зубцы чашечки остающиеся.

Монотипный узколокальный эндемичный род, свойственный известняковым скалам ущелья р. Мзымты.

В заключение следует отметить некоторые выявившиеся закономерности в распространении ряда новых и частично уже известных, преимущественно монотипных родов, часть из которых ранее относили к гетерогенному роду *Campanula* L.

Прежде всего в эволюции колокольчиковых выявилась огромная роль Средиземногорной области (Колаковский, 1978). Вся эта область в пределах северного полушария Старого Света явилась ареной эволюции колокольчиковых и сохранения их реликтовых типов. Только несколько родов, преимущественно лесных и луговых, эволюционизировавших в условиях фитоценозов, оказались при этом продвинутыми в Бореальную область и даже частично в Арктическую (сниженные альпийцы).

Кавказ при этом явился одним из крупных центров эволюции не только настоящих колокольчиков, но и таких довольно четко очерченных родов, как *Hemisphaera* Kolak. и *Neocodon* Kolak. et Serd. Кроме того, в этом центре эволюции и в то же время мощном рефугиуме сосредоточен ряд монотипных родов: *Annaea* Kolak., *Pseudocampanula* Kolak., *Mzymtella* Kolak., *Theodorovia* Kolak., *Muehlbergella* Feer, *Sachokiella* Kolak., *Gadellia* Schulkina.

В то же самое время горы подобластей Высокой Азии, а также Катазии и Беренгийской явились центрами эволюции и рефугиумами совершенно иных родов, отсутствующих на Кавказе. К числу их относятся в первую очередь *Ostrowskia* Regel, *Cylindrocarpa* Regel, *Cryptocodon* Fed., *Astrocodon* Fed., *Peracarpa* Hook. f. et Thoms., *Platycodon* A. DC., *Sergia* Fed., *Hyssaria* Kolak., *Popoviocodonia* Fed.

Восточная часть Средиземногорной области, по размеру значительно превышающая Кавказ, явилась также ареной эволюции таких своеобразных родов, как *Adenophora* Fisch., *Asyneuma* Griseb. et Schenk., в то время как в эволюции настоящих колокольчиков ее роль оказалась чрезвычайно малой.

Как видно, в данном исследовании сем. *Campanulaceae* остались карпологически не до конца изученными многие роды колокольчиковых подобластей Высокой Азии и Катазии, а также Малой Азии, богатых рядом оригинальных форм. Колокольчиковые же из европейской части Средиземногорья охвачены исследованиями лишь наполовину. Несмотря на это, для данного огромного региона намечено уже к обнародованию несколько монотипных, несомненно реликтовых родов, преимущественно из гетерогенного рода настоящего колокольчика *Campanula*.

Надо полагать, что полученные данные по уже выявившемуся многообразию карпологических структур представителей сем. *Campanulaceae* дают полное основание предполагать дальнейшее возможное увеличение этого многообразия в результате исследований семейства колокольчиковых в глобальном масштабе.

ЛИТЕРАТУРА

Каден Н. Н. Еще о способах вскрывания плодов. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 12, с. 1776—1779. — *Каден Н. Н.* Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 775—787. — *Колаковский А. А.* Новый декоративный колокольчик с известняков Абхазии. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1976, вып. 102, с. 36—39. — *Колаковский А. А.* Ботанико-географическое районирование Лавразии. — Сообщ. АН ГССР,

1978, т. 89, № 3, с. 673—676. — *Колаковский А. А.* Аннея — новый род колокольчиковых с известняков Абхазии. — Сообщ. АН ГССР, 1979а, т. 94, № 1, с. 161—164. — *Колаковский А. А.* К систематике и таксономии палеоэндемика Большого Кавказа *Edraianthus owerenianus* Rupr. — Сообщ. АН ГССР, 1979б, т. 95, № 1, с. 153—156. — *Колаковский А. А.* Ложноколокольчик — новый монотипный род с известняков Колхиды. — Сообщ. АН ГССР, 1980а, т. 97, № 2, с. 412—416. — *Колаковский А. А.* Федоровия — новый монотипный род с известняков Южного Закавказья. — Сообщ. АН ГССР, 1980б, т. 97, № 3, с. 685—688. — *Колаковский А. А.* Новые данные к систематике колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, 1980в, т. 98, № 3, с. 653—656. — *Колаковский А. А.* Еще два новых монотипных рода колокольчиковых для флоры СССР. — Сообщ. АН ГССР, 1981, т. 103, № 1, с. 149—152. — *Колаковский А. А.* Новые данные по карпологии реликтовых колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, 1982а, т. 105, № 1, с. 117—120. — *Колаковский А. А.* Биологические «механизмы» обеспечения диссеминации у Эдрайанта. — Сообщ. АН ГССР, 1982б, т. 105, № 2, с. 361—364. — *Колаковский А. А.* Биологические «механизмы» Мишоксии. — Сообщ. АН ГССР, 1982в, т. 105, № 3, с. 369—372. — *Колаковский А. А.*, *Сердюкова Л. Б.* Новые данные к систематике кавказских колокольчиков. — Заметки сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1980, вып. 36, с. 44—57. — *Колаковский А. А.*, *Сердюкова Л. Б.* К методике изучения биосистематики колокольчиковых. — Сообщ. АН ГССР, 1983, т. 109, № 2, с. 369—372. — *Левина Р. Е.* О классификации и номенклатуре плодов. — Бот. журн., 1951, т. 46, № 4, с. 488—495. — *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с. — *Федоров Ан. А.* Сем. *Campanulaceae.* — В кн.: Флора СССР, 1957, т. 24. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 126—450. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 153—169. — *Шулькина Т. В.* К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Bieb. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 16, с. 175—178. — *Харадзе А. Л.* Опыт систематики кавказских видов *Campanula* L. секции *Medium* A. DC. — Заметки сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1949, вып. 15, с. 14—33. — *Харадзе А. Л.* Род *Campanula* L. на Кавказе (конспект). — Заметки по сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1976, вып. 32, с. 46—56. — *Damboldt J. Campanulaceae* — In: *Davis P. H.* Flora Turkey, 1978, vol. 6, p. 2—89. — *Feer H.* Beitrage zur Systematik und Morfologie der Campanulaceen. — Engler Bot. Jahrb., 1890, t. 12, S. 608—621. — *Schoenland S.* Campanulaceae. — In: E. P. Nat. Pfl. Fam., 1889, Teil IV, abt. 4, 5. — *Tutin T. O.*, *Heywood V. H.*, *Fedorov An. A. e. a.* Flora Europaea, 1965, vol. 4, p. 74—102.

Ботанический сад АН ГССР,
Сухуми.

Поступило 6 I 1984.

SUMMARY

On the basis of morphological study of the capsules of the series of the *Campanulaceae* species various carpological types are established. Two type categories that sharply differ morphologically are proposed: axicorneousless, mostly with hard-walled capsules, and axicorneous, soft-walled, with the specialized organ — axicorn (Kolakovsky, 1976), that enables the capsule's dehiscence. The established diversity of carpological types allowed to reveal a series of new monotypic genera within the *Campanula* genus. The necessity of further full-scale revision of carpology of the whole *Campanulaceae* family is stressed.

УДК 005 : 581.524.3

Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова

АНАЛИЗ СУКЦЕССИОННОЙ МОЗАИКИ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МАРКОВСКИХ МОДЕЛЕЙ

SAMOILOV YU. I., TARKHOVA T. N. MARKOVIAN MODELS IN THE ANALYSIS OF GROUND COVER SUCCESSIONAL PATTERN

Изложен метод построения и анализа матриц временны́х переходов растительности и обсуждены возможности использования марковских цепей для моделирования хода сукцессионного процесса на примере экспериментально вызванной сукцессии в лишайниковом сосняке. Показано применение аналогичного метода для обнаружения временны́х закономерностей в размещении элементов мозаики.

Один из методов изучения экологических сукцессий, широко применяемый с конца 70-х годов, заключается в построении и анализе матриц переходов растительности из одного состояния (стадии) в другое. Сейчас уже можно считать доказанным, что сукцессионные стадии не являются статистически независимыми, т. е. сукцессия представляет собой неслучайный процесс. Исходя из этого могут быть построены разные модели.

Если принять, что каждая последующая стадия зависит только от предыдущей и не зависит от более ранних состояний растительности, то стадии должны образовывать марковскую цепь первого порядка. Многие авторы, рассматривая возможности марковских моделей и их соответствие конкретным случаям смен, приходят к выводу о высокой прогнозирующей способности этих моделей (Horn, 1975, 1976; Usher, 1979, 1981; Legg, 1980; Culver, 1981). Однако в ряде работ указывается на ограниченную применимость марковских цепей, недостаточную доказанность их адекватности (Hulst, 1979, 1980; Austin, 1981; Gimingham e. a., 1981; Runkle, 1981). Как отмечает Б. М. Миркин (1983 : 1440), «вопрос о соответствии Марковских цепей феномену сукцессии пока решается неоднозначно и степень адекватности зависит от особенностей сукцессии и масштаба для разбиения хроноклина на фазы».

Поэтому представляет интерес проверка работоспособности марковских моделей на примере довольно хорошо изученных посткатастрофических смен в сосняке лишайниковом. Это и является задачей данной работы.

Учитывая, что в советской геоботанической литературе этот метод не освещался, предварительно охарактеризуем его.

Для построения матрицы переходов необходимы данные о предыдущем и последующем состояниях растительности в одних и тех же точках. Наиболее надежный способ получения таких данных — многолетние наблюдения на постоянных квадратах. Рассматривая сукцессию как процесс смены видов, удобнее использовать мелкие квадраты порядка 10×10 см и даже точки. Нередко применяют однократные наблюдения с косвенной оценкой переходов: временную интерпретацию пространственных рядов, учет численности и доминирования подроста деревьев (Horn, 1976; Culver, 1981; Runkle, 1981), определение изменений по присутствию внедряющихся (молодых) и отмерших особей (Legg, 1980). Независимо от метода требуется достаточный объем выборки. Если выделено, например, всего 5 состояний, число возможных переходов составит 25 (5×5) и при наличии 50—70 наблюдений частоты в некоторых клетках будут очень низкими. Другая трудность связана с необходимостью выделения дискретных состояний растительности. Это одна из причин, почему матричный метод

чаще применяется при изучении динамики сравнительно простых маловидовых сообществ — в таком случае можно получить немногочисленные дискретные состояния, учитывая господствующие виды. При более сложной растительности, и особенно когда исследуется смена сообществ, ряд которых должен быть представлен как дискретные стадии, с этой целью используется кластерный анализ (Usher, 1981).

Исходные данные сводятся в матрицу частот переходов n_{ij} размерностью $m \times m$ (m — число состояний растительности), на основании которой рассчитывается матрица вероятностей перехода P_{ij}

$$\begin{array}{c} \\ A \\ B \\ \vdots \\ G \\ \vdots \\ M \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccccc} A & B & \ldots & G & \ldots & M \end{array} \\ \begin{bmatrix} P_{11} & P_{12} & \ldots & P_{1i} & \ldots & P_{1m} \\ P_{21} & P_{22} & \ldots & P_{2i} & \ldots & P_{2m} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ P_{i1} & P_{i2} & \ldots & P_{ii} & \ldots & P_{im} \\ \vdots & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ P_{m1} & P_{m2} & \ldots & P_{mi} & \ldots & P_{mm} \end{bmatrix} \end{array}$$

где $P_{ij} = n_{ij} \Big/ \sum_j n_{ij}$, так что сумма вероятностей по строке i $\sum_j P_{ij} = 1$; на главной диагонали размещены вероятности отсутствия изменений P_{11}, P_{22}, . . .P_{ii}; P_{12} (P_{1i}) — вероятности перехода из состояния A в состояние B (или G) за время наблюдений.

Если переходы случайны, т. е. статистически независимы, вероятности в каждой колонке матрицы будут равными. Для проверки независимости используется предложенный T. W. Anderson и L. A. Goodman (1957, по: Usher, 1979) критерий $-2 \ln \lambda$, имеющий распределение, близкое к χ^2-распределению с $(m-1)^2$ степенями свободы

$$-2 \ln \lambda = 2 \sum_i \sum_j n_{ij} \ln (P_{ij}/P_j),$$

где P_j — полная вероятность для колонки j

$$P_j = \sum_i n_{ij} \Big/ \sum_i \sum_j n_{ij}.$$

Для иллюстрации покажем ход построения матрицы переходов по данным Б. Н. Норина (1979). Эти данные получены наложением квадратной сетки на планы экспериментальной площадки в березовом редколесье, выполненные с интервалом в 5 лет (рис. 5, с. 48). Расстояние между узлами сетки составляло в масштабе 2,5 см, так что на площадке 50×50 см разместилось 400 точек. В каждой точке фиксировали характер растительности в 1960 и 1965 гг. и тип перехода заносили в матрицу. Поскольку обозначения кустарничков и трав на плане не соответствуют их проективному покрытию, мы ограничились учетом мохово-лишайникового покрова. На анализируемой площадке представлены 1) обнаженная почва (Пч); 2) пятна бокальчатых лишайников *Cladonia elongata*, *C. gracilis* (бЛ); 3) дернинки кустистых лишайников *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* (кЛ); 4) зеленомошные пятна из *Pleurozium schreberi* (зМ); 5) пятна *Polytrichum commune* (*Pc*). В результате обрезки корней деревьев вокруг площадки ее живой напочвенный покров за 5 лет сильно изменился преимущественно за счет разрастания *P. commune* на месте *Pleurozium schreberi*. Это хорошо видно по матрице частот переходов (I)

I		1965 г.					
	1960 г.	Пч	бЛ	кЛ	зМ	*Pc*	$\sum_j n_{ij}$
	Пч	33	3	5	3	112	156
	бЛ	10	3	0	0	33	46
	кЛ	5	0	1	0	18	24
	зМ	4	3	4	0	115	126
	Pc	2	2	1	0	43	48

$\sum_i \sum_j n_{ij} = 400$

Данная матрица содержит нулевые частоты переходов, которым соответствуют вероятности, равные нулю. Так как при вычислении критерия $-2\ln\lambda$ вероятности логарифмируются, а $\ln 0 = -\infty$, рекомендуется все частоты увеличить на 0.5 (Аптон, 1982). Проделав эту операцию с матрицей I, мы рассчитали затем матрицу вероятностей переходов (II)

II

1960 г. \ 1965 г.	Пч	бЛ	кЛ	зМ	*Pc*	$\sum_j P_{ij}$
Пч	0.2113	0.0221	0.0317	0.0221	0.7098	1.0
бЛ	0.2165	0.0722	0.0103	0.0103	0.6907	1.0
кЛ	0.2075	0.0189	0.0566	0.0189	0.6981	1.0
зМ	0.0350	0.0272	0.0350	0.0039	0.8988	1.0
Pc	0.0495	0.0495	0.0297	0.0099	0.8614	1.0
P_j	0.1370	0.0327	0.0327	0.0133	0.7842	

По приведенной ранее формуле получаем $-2\ln\lambda = 45.60$, что превышает величину $\chi^2_{.001}$ для $\nu = 16$ (39.25). Это свидетельствует о неслучайности переходов и, следовательно, о возможном соответствии их марковской цепи.

Если принять, что процесс сукцессии — стационарный марковский процесс, при котором вероятности перехода P_{ij} постоянны во времени, то можно рассчитать, как будет изменяться растительность площадки в дальнейшем.

Для этого матрица вероятностей перехода умножается на векторы исходного состояния $q_{i(t)}$

$$
\begin{aligned}
q_{1(t+1)} &= P_{11}q_{1(t)} + P_{21}q_{2(t)} + \dots + P_{m1}q_{m(t)}\\
q_{2(t+1)} &= P_{12}q_{1(t)} + P_{22}q_{2(t)} + \dots + P_{m2}q_{m(t)}\\
&\vdots\\
q_{m(t+1)} &= P_{1m}q_{1(t)} + P_{2m}q_{2(t)} + \dots + P_{mm}q_{m(t)}
\end{aligned}
$$

или

$$q_{i(t+1)} = q_{i(t)} \| P_{ij} \|,$$

где $q_{i(t+1)}$ — векторы, соответствующие состоянию растительности через период времени $t=1$. Таким же способом вычисляют векторы $q_{i(t+2)}$, $q_{i(t+3)}$ и т. д.

Если моделируется посткатастрофическая сукцессия, начинающаяся со стадии обнаженной почвы (после пожара, например), то в качестве исходных векторов принимаются $q_{1(t)} = 1.0$ (100 % обнаженной почвы) и остальные, равные нулю (Legg, 1980). В нашем случае исходное состояние растительности — состояние до экспериментального вмешательства (обрезки корней деревьев), поэтому за векторы $q_{i(t)}$ приняты доли элементов покрова в 1960 г.:

$$q_i(t) = \sum_j n_{ij} \Big/ \sum_i \sum_j n_{ij}.$$

При составлении матрицы мы по существу определяли проективное покрытие каждого элемента точечным методом, так что наши $q_{i(t)}$ — не что иное как проективные покрытия. После первого умножения получаются векторы, характеризующие покрытия элементов в 1965 г. (они равны P_j). Результаты умножения матрицы II приведены графически на рис. 1, *А*.

Рассматривая кривые изменения проективного покрытия во времени, нетрудно заметить, что резкие сдвиги, вызванные экспериментальным воздействием, быстро затухают. Начиная с 3-го шага (умножения), система стабилизируется. Хотя мы лишены возможности проверить степень точности такого прогноза, он выглядит вполне правдоподобно.

Аналогичная модель, построенная для контрольной площадки в том же березовом редколесье (Норин, 1979; рис. 4, с. 47), дала значительно более плавные изменения (рис. 1, *Б*), причем переход к стабильному состоянию достигается только после 12 шагов. Следовательно, и растительность, принятая за контроль, также находится в процессе направленных изменений.

Описанные примеры наглядно демонстрируют особенности марковских моделей сукцессии: множественность переходов между состояниями раститель-

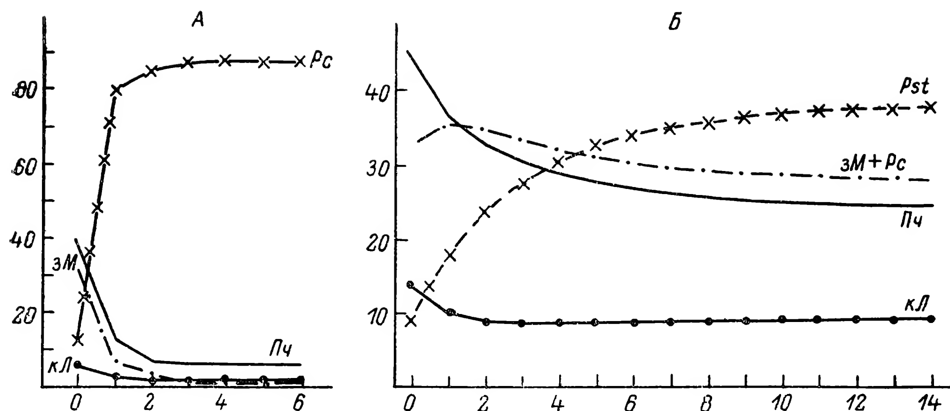


Рис. 1. Прогноз изменений напочвенной растительности березового редколесья во времени.

А — площадка с обрезкой корней деревьев, *Б* — контроль. *Pst* — *Polytrichum strictum*; остальные обозначения у кривых объяснены в тексте. *По оси абсцисс* — время (число умножений модели); *0* — 1960 г., *1* — 1965 г.; *по оси ординат* — проективное покрытие, %.

ности и стремление системы к стабильному состоянию через конечное число стадий. Еще одно важное свойство марковского процесса, которое будет рассмотрено далее, заключается в сходимости (конвергенции) матриц через ограниченное число шагов независимо от начальной стадии (Horn, 1975; Usher, 1979, и др.). Как и стабилизация, это означает, что растительность разными путями может прийти к равновесному, климаксовому состоянию. Ряд исследований подтверждает хорошее совпадение предсказаний по марковской модели с реально наблюдаемым климаксовым составом растительности (Horn, 1975; Legg, 1980; Culver, 1981). В то же время основное условие марковского процесса — независимость будущего от истории формирования настоящего состояния — вызывает возражения (Hulst, 1980).

Материалы и результаты применения марковской модели к временным переходам

Для непосредственного анализа сукцессии в сосняке овсяницево-лишайниковом мы использовали данные наблюдений за восстановлением живого напочвенного покрова после его удаления. Стадии посткатастрофических сукцессий в лишайниковых сосняках выделяются достаточно четко (Корчагин, 1954; Пушкина, 1960; Магомедова, 1981) и во многом сходны с сукцессиями вересковых пустошей, тоже неоднократно описанными (Legg, 1980; Gimingham e. a., 1981, и др.). К тому же смены стадий легко дифференцируются по сменам господствующих синузий, положение которых в сукцессионном ряду определяется различием адаптивных стратегий. Если рассматривать только изменения в мохово-лишайниковом ярусе, то в ходе восстановительной сукцессии доминирующие синузии сменяются в следующем порядке: пионерные мхи (*Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans* и др.); *Polytrichum piliferum*; бокальчатые кладонии (*Cladonia deformis*, *C. cornuta*, *C. gracilis* и др.); кустистые лишайники (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*); *Cladina stellaris*.

Экспериментальная площадка размером 1.25×5.0 м была заложена на участке сосняка сомкнутостью 0.1—0.2 в Олонецком р-не Карельской АССР (см. также: Самойлов, Тархова, 1984). На площадке господствовали лишайники *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina* (проективное покрытие 79 %) и овсяница овечья *Festuca ovina* с покрытием 20—25 %. Промежутки, не занятые лишайниками, покрывал хвойный опад и подстилка. В 1975 г. весь живой покров был удален, так что осталась часть подстилки, а на месте некоторых дернин лишайников — пятна голой почвы (песок). На этой площадке в 1977, 1979 и 1981 гг. по трем фиксированным трансектам делали описания в рамках 7.5×7.5 см, примыкающих друг к другу. Учитывали проективное покрытие шести элемен-

тов мозаики: голой почвы, органического субстрата (подстилка, свежий хвойный опад), овсяницы овечьей, *Polytrichum piliferum*, бокальчатых лишайников (*Cladonia deformis*, *C. cornuta* и др.) и кустистых лишайников. Для составления матрицы переходов на каждой из 220 площадок определяли господствующий по покрытию элемент. Переходом считалась смена доминантов от года к году. При этом площадку относили к мертвопокровной, если общая проекция моховолишайникового яруса составляла менее 50 %.

Полученные таким образом данные были сведены в 2 матрицы частот переходов, отражающие изменения растительности за 1977—1979 (1) и за 1979—1981 (2) гг.

Как показала проверка, в обеих матрицах переходы не случайны: критерий $-2\ln\lambda$ для матрицы 1 равен 82.76, для матрицы 2 — 119.40 ($\chi^2_{.001}=52.62$). Определив, за счет каких клеток матрицы преимущественно формируются эти величины, мы получаем возможность выявить стабильные и нестабильные состояния. Высокие вероятности на главной диагонали свидетельствуют об устойчивости соответствующих элементов растительного покрова. Высокие вероятности внедиагональных переходов (правее диагонали) означают, что данный элемент увеличивает свою роль в покрове.

В матрице 1977—1979 гг. наибольший вклад в величину $-2\ln\lambda$ вносят вероятности стабильного доминирования овсяницы овечьей, *Polytrichum piliferum* и кустистых кладин. Существенно выше случайных вероятности появления на голом песке слоя хвойного опада, а также *P. piliferum*. В местах, где сохранилась лесная подстилка, с высокой вероятностью развиваются кустистые лишайники.

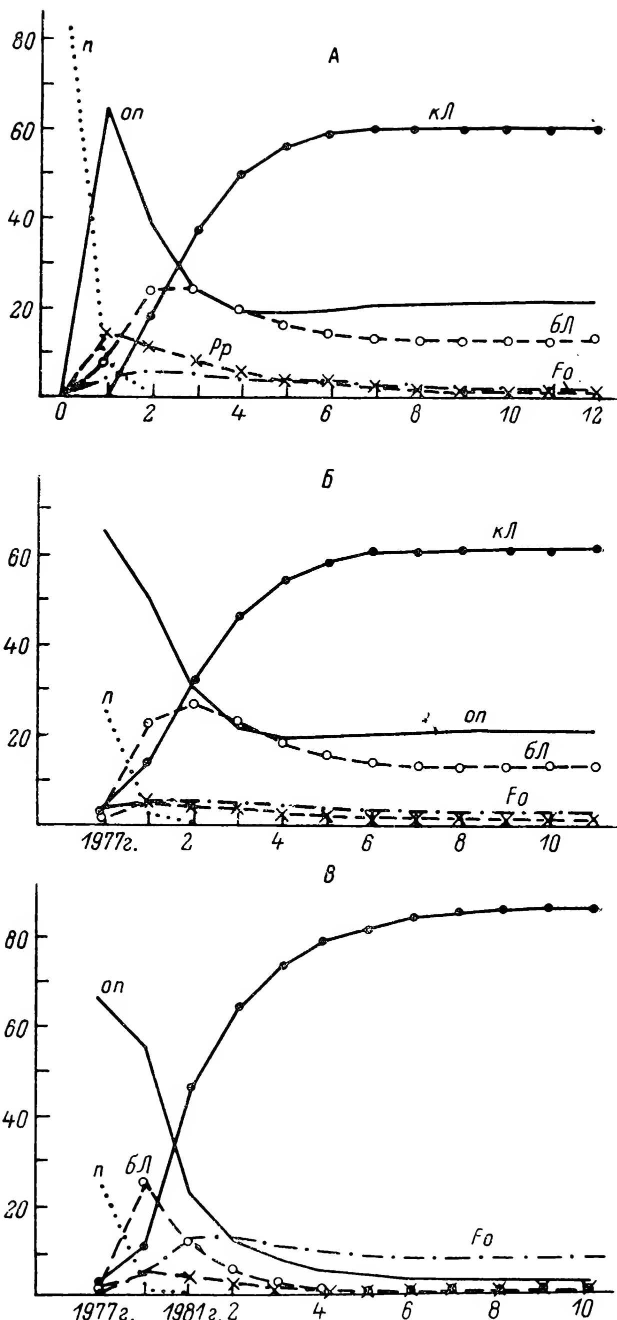
За последующий 2-летний период более отчетливо выявились тенденции смен на площадках, где в 1979 г. были обильны бокальчатые и кустистые лишайники: неустойчивость доминирования первых и стабильность вторых. К 1981г. бокальчатые кладонии удержали преобладание лишь на $^1/_3$ площадок, тогда как кустистые лишайники не только полностью сохранили свои позиции, но и вчетверо увеличили частоту доминирования главным образом за счет бокальчатых и мертвого покрова. По сравнению с вероятностями случайных переходов наиболее существенные расхождения обнаружились на главной диагонали.

По изменениям от года к году доли участия тех или иных элементов мозаики прослеживается общая направленность смены от мертвопокровного состояния к преобладанию кустистых лишайников. Подробнее детали процесса выявляются при рассмотрении прогноза дальнейшего хода сукцессии (рис. 2). Марковская модель сукцессии напочвенного покрова была построена в 2 вариантах: 1) по вероятностям перехода матрицы 1 и 2) по вероятностям матрицы 2. Исходным считалось соотношение элементов в 1977 (1) и в 1979 (2) гг. После 9—10 умножений достигнута стабилизация состояния. Как показано на графиках, предсказываемый ход изменений покрова в обоих случаях практически одинаков: участие кустистых лишайников со временем возрастает, остальных элементов — снижается. Равновесное (стабильное) состояние моделей хорошо совпадает с состоянием, которое существовало до разрушения напочвенной растительности.

Разница между двумя моделями заключается в том, что они прогнозируют стабилизацию при неодинаковом соотношении проекций мертвого покрова, бокальчатых лишайников и овсяницы овечьей (рис. 2, *Б*, *В*). Однако вряд ли целесообразно делать на этой основе выводы о подтверждении или опровержении стационарности марковского процесса. С одной стороны, оценки вероятностей перехода по 3—6 наблюдениям для каждого элемента живого покрова неизбежно имеют очень широкий доверительный интервал, так что разницы однотипных переходов в той и другой матрицах статистически не подтверждаются, с другой, — моделируя сукцессию марковскими цепями, мы принимаем допущения, которые не бесспорны с точки зрения геоботаники. К таким относится и допущение стабильности вероятностей перехода на всех стадиях смены. M. B. Usher (1979) рассматривал возможность построения модели, учитывающей зависимость вероятностей от времени, однако практическое осуществление этой возможности сдерживается отсутствием достаточно длинных динамических рядов. Попытка ввести в модель изменение вероятностей в связи с изменением

Рис. 2. Восстановление растительности в лишайниковом сосняке после удаления кустистых лишайников.

Прогнозируемая сукцессия: *А* — при развитии на голом песке, *Б* — по изменениям растительности 1977—1979 гг., *В* — по изменениям растительности в 1979—1981 гг. *п* — голый песок, *оп* — опад, подстилка, *Pp* — *Polytrichum piliferum*, *Fo* — *Festuca ovina*, *бЛ* — бокальчатые лишайники, *кЛ* — кустистые лишайники. *По оси абсцисс* — время (число умножений модели); *по оси ординат* — доля площадок (в %) с доминированием элементов покрова.



возрастного состояния одного из доминантов пустоши (*Calluna vulgaris*) улучшила соответствие прогноза наблюдаемому ходу смен (Legg, 1980). Ограничимся поэтому заключением, что полученные нами данные подтверждают единую направленность сукцессии и обе модели прогнозируют на стадии стабилизации покрова качественно одно и то же состояние, близкое к реальности.

Как уже упоминалось, марковская модель позволяет проследить посткатастрофическую сукцессию с момента, когда вся площадь лишена напочвенной растительности. Мы рассчитали один из вариантов (рис. 2, *А*), исходя из возможной ситуации, что сукцессия начинается на голом песке, а вероятности перехода соответствуют матрице 1977—1979 гг. На этой модели в отличие от модели, изображенной на рис. 2, *Б*, выделяются 3 стадии развития живого покрова: 1) преобладания *Polytrichum piliferum*; 2) преобладания бокальчатых лишайников и 3) доминирования кустистых лишайников (завершающая). Через 10—12 умножений обе модели конвергируют.

Такой порядок стадий совпадает с известным по литературе, но в опыте скорость их прохождения оказалась гораздо большей. Не привязывая последовательные состояния модели к каким-то определенным временным интервалам, можно заметить, что первые две стадии очень кратковременны и быстро сменяются третьей. В 1981 г., на 6-й год после разрушения растительности, *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina* господствовали на 46 % площадок. Это соответствует проективному покрытию не менее 20—30 %. На гарях и вырубках, по литературным данным, такое состояние достигается только через 20—30 лет. Кроме того, на экспериментальной площади отсутствовала выраженная стадия пионер-

ных мхов и слабо развивалась овсяница овечья, которая на вырубках проявляет себя как эксплерент (Самойлов, Тархова, 1984).

Основные причины отмеченных различий восстановительной сукцессии в опыте и в «норме» — измененный режим инспермации и сохранение подстилки. Заселение вырубок и гарей идет за счет приноса зачатков со стороны, поэтому преимущество в скорости оказывается у эксплерентов-анемохоров — пионерных верхоплодных мхов с обильным спороношением. В то же время эти мхи могут расти только на голой минеральной почве. Распространение бокальчатых лишайников сдерживается не столько особенностями размножения, сколько недостатком подходящего субстрата (веточный опад, подстилка, отмирающий *Polytrichum piliferum*). Кустистые лишайники тоже поселяются на органическом субстрате (подстилке) либо в латках бокальчатых кладоний и *P. juniperinum*, но возможности распространения их зачатков (преимущественно обломки подеций) еще ниже.

Исходя из сказанного, нетрудно объяснить и ускорение, и нарушение типичного хода сукцессии в нашем эксперименте. Вытоптанный по периметру площадки лишайниковый покров послужил обильным источником обломков подеций, которые благодаря уклону 2—3° переносились дождевой и талой водой на площадку, закреплялись там и начинали расти. Диффузное размещение обломков способствовало быстрому увеличению проективного покрытия кустистых лишайников. Поскольку для пионерных мхов условия инспермации были худшими, а пятна минеральной почвы быстро покрыл слой опада, эта группа так и не достигла доминирования.

В противоположность лишайникам овсяница овечья разрасталась гораздо медленнее, чем обычно на вырубках и гарях. Несмотря на значительную численность подроста, который появился из семян, осыпавшихся при удалении взрослых растений в 1975 г., проективное покрытие овсяницы даже в 1981 г. оставалось низким (Самойлов, Тархова, 1984). Сравнение габитуса и скорости развития овсяницы овечьей на опытной площадке с сохранившейся подстилкой и горизонтом A_0 и на почвах вырубок, полностью лишенных горизонта A_0, позволяет предположить наличие в подстилке под лишайниками каких-то ингибиторов нитрификации.

Последний вывод принципиально важен, ибо означает, что для развития растительности в будущем прошлое состояние не безразлично. В данном случае это проявилось только в отношении овсяницы овечьей, но, как показали C. H. Gimingham с соавторами (1981), может сказаться на ходе восстановительной сукцессии в целом. Растительность пустошей с *Calluna vulgaris*, для которой периодические пожары являются необходимым условием существования, включает ряд видов, приспособленных к переживанию пожара. Эти виды частично восстанавливаются на прежних местах и определяют первые стадии сукцессии. Тем самым основное условие марковской цепи первого порядка оказывается нарушенным, из чего следует заключение об ограниченной применимости ее для моделирования вторичных сукцессий (Hulst, 1980; Gimingham e. a., 1981).

Завершая обсуждение полученных матриц перехода, отметим, что их достоинством является наглядное отражение основного свойства сукцессионного процесса: направленные изменения (смены) происходят на фоне отклонений, реверсий. Переход из одного состояния в другое осуществляется не линейно (вид или синузия A сменяется видом B, B — C, C — D), а многими путями (A переходит в B и C; B — в C, D, E; C — в B, D и т. д.). Сукцессия проявляется как смена состояний, обладающих наибольшими вероятностями перехода. Это показано на схеме смены динамических элементов мозаики, включая и мертвопокровные, в лишайниковом сосняке (рис. 3). При построении схемы учтены переходы, средние вероятности которых в матрицах 1977—1979 и 1979—1981 гг. были не ниже 0.25.

Материал и результаты применения марковских цепей к пространственным переходам

Результаты анализа временных переходов между элементами мозаики напочвенного покрова в ходе сукцессии позволяют сформулировать два вывода,

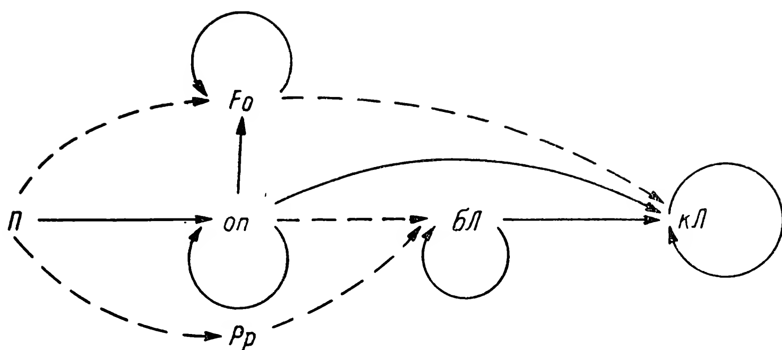


Рис. 3. Смена динамических элементов мозаики в лишайниковом сосняке.

Прерывистыми стрелками показаны переходы с вероятностями 0.35—0.25. Буквенные обозначения, как на рис. 2.

касающихся закономерностей пространственного размещения этих элементов в серийном сообществе.

Во-первых, сукцессия никогда не идет с одинаковой скоростью во всех точках сообщества. Из этого следует возможность одновременного сосуществования в нем элементов ценопопуляций, синузий, относящихся к разным фазам сукцессии.

Во-вторых, вероятность появления элементов более поздней стадии будет выше в тех точках, где растительность достигла предшествующей стадии сукцессии.

Последнее заключение как общий вывод можно оспаривать. В. И. Василевич (1983) отмечает, что, по мнению ряда авторов, подготовка местообитания пионерными видами не нужна и различное положение видов в сукцессионном ряду определяется различием их стратегий. Однако при восстановлении покрова сухих сосняков характер предшественников, по-видимому, не безразличен при внедрении сукцессионно поздних синузий. Разновременность массового поселения элементов разных стадий тоже может дать эффект повышения вероятностей пространственного соседства элементов, близких по времени.

Поэтому, рассматривая мозаичность мохово-лишайникового покрова на горелой вырубке лишайникового сосняка, мы приняли в качестве рабочей гипотезы, что взаимное размещение динамических элементов мозаики S_1, S_2, . . . S_m в серийном сообществе не случайно и вероятности контакта пятен типа S_i и S_{i-1} будут более высокими, чем при случайном их размещении. Можно допустить (Pielou, 1964, 1965, 1969), что тип пятна в точке i зависит только от типа пятна в точке i — 1 и независим от точек i — 2, i — 3 и т. д., т. е. мозаика представляет марковскую цепь первого порядка.

Для проверки этого предположения вблизи от экспериментальной площадки были выбраны 2 участка, напочвенный покров которых представлял мозаику элементов 4 типов: мертвопокровных, с преобладанием *Polytrichum piliferum*, с преобладанием бокальчатых лишайников (главным образом *Cladonia gracilis*) и с преобладанием кустистых лишайников. Несомкнутый травяно-кустарничковый ярус образовывали мелкие дерновинки овсяницы овечьей и отдельные кусты вереска. Древостой отсутствовал. Подрост сосны — редкий, преимущественно 8—12-летнего возраста, высотой 0.4—0.6 м. По косвенным признакам и возрасту отдельных экземпляров подроста (20 лет) мы считали, что участки выгорели около 25 лет назад.

На каждом участке были заложены серии коротких линейных трансект, вдоль которых протягивали мерную ленту и замеряли длины всех 4 элементов мозаики. На первом участке размером 3.5×4.0 м 20 трансект общей длиной 75.5 м располагались параллельно с интервалами 0.15—0.20 м. На втором участке 4 трансекты имели суммарную длину 23.4 м.

Для построения матрицы частот переходов трансекты разбивали на отрезки длиной 2 см и записывали тип перехода, т. е. растительность на предыдущем и последующем отрезках. Чтобы исключить влияние овсяницы и вереска, трансекты прерывали в 10 см от края проекции их надземных побегов. Результаты

разносили в матрицу 4×4. Поскольку в разных частях участка 1 живой покров был неодинаков по соотношению элементов мозаики и соответственно по степени восстановления, для этого участка составили 3 отдельные матрицы.

В полученных матрицах частот переходов главную диагональ занимают переходы внутри пятен n_{11}, n_{22}, . . .n_{mm}. При увеличении расстояния между пробными точками эти частоты будут уменьшаться, в то время как частоты недиагональных элементов n_{ij} останутся постоянными. Другое важное свойство матрицы — ее симметричность относительно главной диагонали. Частоты переходов n_{ij} и n_{ji} почти не различаются (см. «Пример сравнения. . .»), так как пространственные переходы от S_i к S_j и обратные равновероятны.

Эти две особенности требуют иного, чем для матриц временных переходов, способа расчета ожидаемых частот. Такой способ был разработан E. Pielou (1964, 1965). Поскольку исходные посылки Pielou и необходимые формулы приведены Василевичем (1969: 181—182), ограничимся указанием, что все элементы матрицы вероятностей (II) можно получить, вычислив величину P_{11} и лимитирующий вектор q_i (обозначения изменены в соответствии с первой частью настоящей статьи). Как видно (I), вектор q_i равен доле i-той фазы от общей площади. Когда при сборе материала используются площадки, величины q_i могут быть определены независимо, точечным методом (Pielou, 1965).

Пример сравнения эмпирической (I) и соответствующей теоретической (II) матриц пространственных переходов (участок 2)

I		О	Pp	бЛ	кЛ	$\sum_j n_{ij}$	q_i
Мертвый покров — опад	(О)	98	5	22	15	140	0.1157
Polytrichum piliferum	(*Pp*)	7	246	13	48	314	0.2595
Бокальчатые лишайники	(бЛ)	18	14	277	64	373	0.3083
Кустистые лишайники	(кЛ)	16	48	62	257	383	0.3165

$$\sum_i \sum_j n_{ij} = N = 1210$$

II

						О	Pp	бЛ	кЛ	$\sum_j n_{ij}$
$P =$	0.666	0.098	0.116	0.120	О	93.3	13.7	16.3	16.7	140
	0.044	0.720	0.116	0.120	*Pp*	13.8	226.1	36.5	37.6	314
	0.044	0.098	0.738	0.120	бЛ	16.3	36.5	275.6	44.6	373
	0.044	0.098	0.116	0.742	кЛ	16.8	37.5	44.5	284.2	383

$$\chi^2 = 65.91$$

Примечание. В матрицах I и II подчеркнуты частоты переходов, существенно превышающие ожидаемые или наблюдаемые значения; в рамке — вероятность P_{11}.

Умножив вероятности по строкам на суммы частот соответствующих строк эмпирической матрицы $\sum_j n_{ij}$, находим теоретические частоты. Сравнение матриц производится по критерию хи-квадрат обычным способом. Число степеней свободы ν равно m^2-m-1. В нашем случае $m=4$, $\nu=11$. Значения χ^2 для трех стандартных вероятностей — 19.7, 24.7, 31.3.

В рассматриваемом примере $\chi^2=65.91$, т. е. мозаичность на участке 2 неслучайна. Такой же вывод с высокой достоверностью позволяют сделать и остальные 3 матрицы для участка 1: значения χ^2 равны 28.43, 31.12 и 67.04.

Итак, анализ 4 эмпирических матриц приводит к заключению, что пятна разного типа, господствующие на разных стадиях сукцессии, сочетаются друг с другом не случайно. За счет каких частот эта неслучайность возникает?

1. Во всех матрицах частота соседства дернин кустистых лишайников (кладин) с латками бокальчатых кладоний значительно выше, чем ожидаемая.

2. Бокальчатые кладонии реже, чем при случайном сочетании, соседствуют с латками *Polytrichum piliferum*.

3. Латки *P. piliferum* редко граничат с мертвопокровными пятнами.

Исходя из последовательности синузий в сукцессионном ряду, первое сочетание нужно отнести к типу $S_i S_{i-1}$, поэтому превышение наблюдаемых частот

над теоретическими следовало ожидать. Относительно редкое соседство *P. piliferum* с мертвым покровом также согласуется с нашей гипотезой: формирование слоя опада и заселение территории политриховыми мхами — конкурирующие синхронные процессы, не связанные переходами (рис. 3). Однако низкая частота соседства *P. piliferum* и бокальчатых кладоний не соответствует их близости как смежных стадий. Видимо, причина этого заключается в существовании второго, более вероятного пути смены: мертвый покров—бокальчатые кладонии. Постепенное сокращение площади сукцессионно ранних синузий ведет к снижению вероятностей поселения среди них видов заключительных стадий. Так, в зоне участка 1 с покрытием *P. piliferum* 31.5 % кустистые кладины встречаются чаще, а при покрытии *P. piliferum* 14.5% — существенно реже по сравнению с независимым размещением.

Таким образом, использование метода марковских цепей позволило проверить и в целом подтвердить предположение о связи пространственной и временнóй структур напочвенного покрова. Однако подчеркнем, что определенного соответствия между распределением по территории и местом в сукцессионном ряду можно ожидать при разновременности поселения элементов разных стадий. Это условие выполняется при эндодинамических сменах, когда последующие виды синузии нуждаются в подготовке среды предшественниками и потому очередность стадий четко детерминирована (сукцессионная модель «благоприятствования», по J. H. Connel и R. O. Slatyer, 1977). Пирогенные смены моховолишайникового покрова сухих сосняков относятся к такому сравнительно редкому типу.

В более общем случае климаксовые виды появляются уже на стадии освоения территории и смена стадий идет путем постепенного вытеснения пионерных видов. Тогда неслучайность в рисунке распределения динамических элементов возникает благодаря воздействию фитогенных полей климаксовых видов и также может быть обнаружена методом марковских цепей.

ЛИТЕРАТУРА

Антон Г. Анализ таблиц сопряженностей. М.: Финансы и статистика, 1982. 143 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. — Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Корчагин А. А.* Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере. — Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 1954, вып. 9, с. 75—149. — *Магомедова М. А.* Послепожарное восстановление лишайникового покрова на севере Тюменской области. — В кн.: Биол. пробл. Севера, 9-й симп., Сыктывкар, 1981, с. 194. — *Миркин Б. М.* Рец. на кн.: Вегетатио, 1981, т. 46—47. Тема: Динамика растительности в злаковниках, пустошах и древесных формациях средиземноморского типа. 285 с. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1440—1442. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Пушкина Н. М.* Естественное возобновление растительности на лесных гарях. — В кн.: Труды Лапландского гос. заповедника, 1960, вып. 4. 123 с. — *Самойлов Ю. И.*, *Тархова Т. Н.* Некоторые черты адаптивной стратегии *Festuca ovina* (*Poaceae*) в лишайниковом сосняке. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 295—304. — *Anderson T. W.*, *Goodman L. A.* Statistical inference about Markov chains. — An. Math. Stat., 1957, vol. 28, p. 89—110. — *Austin M. P.* Permanent quadrats: an interface for theory and practice. Vegetatio, 1981, vol. 46—47, p. 3—10. — *Connel J. H.*, *Slatyer R. O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. — Amer,. Natur., 1977, vol. 111, N 982, p. 1119—1144. — *Culver D. C.* On using Horn's Markov succession model. — Amer. Natur., 1981, vol. 117, N 4, p. 572—574. — *Gimingham C. H.*, *Hobbst R. J.*, *Mallik A. U.* Community dynamics in relation to management of heathland vegetation in Scotland. — Vegetatio, 1981, vol. 46—47, p. 145—155. — *Horn H. S.* Markovian properties of forest succession. — In: Ecology and evolution communities. N. Y., 1975, p. 196—211. — *Horn H. S.* Succession. — In: Theoretical ecology. Principles and applications. Philadelphia: Saunders, 1976, p. 184—204. — *Hulst R., van.* On the dynamics of vegetation: Markov chains as model of succession. — Vegetatio, 1979, vol. 40, N 1, p. 3—14. — *Hulst R., van.* Vegetation dynamics or ecosystem dynamics: dynamic sufficiency in succession theory. — Vegetatio, 1980, vol. 43, N 1—2, p. 147—151. — *Legg C. J.* A Markovian approach to the study of heath vegetation dynamics. — Bul. Ecol., 1980, vol. 11, N 3, p. 393—404. — *Pielou E. C.* The spetial pattern of two-phase patchworks of vegetation. — Biometrics, 1964, vol. 20, N 1, p. 156—167. — *Pielou E. C.* The concept of randomness in the patterns of mosaics. — Biometrics, 1965, vol. 21, N 4, p. 908—920. — *Pielou E. C.* An introduction to mathematical ecology. N. Y., 1969. 286 p. — *Runkle J. R.* Gap regeneration in some old-growth forest of the eastern United States. — Ecology, 1981, vol. 62, N 4, p. 1041—1051. — *Usher M. B.* Markovian

approaches to ecological succession. — J. Anim. Ecol., 1979, vol. 48, p. 413—426. — *Usher M. B.* Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models. — Vegetatio, 1981, vol. 46—47, p. 11—18.

Ленинградский
государственный университет.

Поступило 9 IV 1984.

SUMMARY

Post-catastrophic succession of ground cover of lichen pine forest has been considered. According to the 6 years observation data Markovian model prognosis has been shown to well correspond with the factual course of succession. The correlation between the probable temporal and spatial transfers in the serial community as well as the possibility of application of Markovian chains in the spatial transfer analysis, have been discussed.

УДК 582.26 : 581.524

М. Г. Шушуева

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

M. G. SHUSHUEVA. SOIL ALGAE IN THE BIOGEOCOENOSES OF THE STEPPE ZONE OF NORTHERN KAZAKHSTAN

Показаны особенности водорослевых синузий в различных типах биогеоценозов зональных степей и катены. В собственно степных биогеоценозах доминируют почвенные сине-зеленые водоросли, эдификаторное значение которых усиливается при переходе от умеренно-засушливых к более южным опустыненным степям. В сукцессионном ряду биогеоценозов катены эдафофильные виды с увеличением гидроморфизма почв постепенно исчезают, сменяясь в болотах западин группировками с большим участием гидрофильных форм из зеленых и диатомовых водорослей.

В связи с интенсивным сельскохозяйственным освоением целинных земель особое значение приобретают комплексные биогеоценологические исследования сохранившихся степных экосистем, включающие изучение всех компонентов растительности и почв. К числу таких компонентов относятся почвенные водоросли, массовые разрастания которых в степных условиях отмечались неоднократно (Келлер, 1926; Еленкин, 1936; Штина, Болышев, 1963; Сдобникова, 1969, и др.). Функциональное значение почвенных водорослей, в частности в случае массовых наземных разрастаний, определяется прежде всего участием их в образовании первичной продукции, фиксации атмосферного азота и противоэрозионной защите поверхности почвы.

Настоящая работа выполнена в комплексе биогеоценологических исследований, проводимых Институтом почвоведения и агрохимии СО АН СССР в Северном Казахстане. Наблюдения за составом и развитием водорослей осуществляли в летние сезоны 1978—1981 гг. в основных биогеоценозах зональных степей и в сукцессионном ряду биогеоценозов катены: от степных на вершине гривы до болотных в западине. Видовой состав определяли прямым микроскопированием напочвенных разрастаний и в накопительных и альгологически чистых культурах, биомассу (сырой вес) — расчетно-объемным способом. При учетах использовали как смешанные, так и индивидуальные пробы площадью 5×5 см, что позволило получить конкретные данные о частоте встречаемости и обилии каждого вида. Доминирование устанавливали на основе количественных соотношений видов, составляющих основную биомассу альгосинузий. При наличии крупных слоевищ *Nostoc commune* учитывали их сухой вес с площадок 1 м^2 в 10-кратной повторности.

В широтно-зональном ряду от умеренно-засушливых до опустыненных степей взяты как наиболее типичные следующие биогеоценозы: 1) умеренно-засушливая богаторазнотравно-морковниково-красноковыльная степь на обыкновенном черноземе (г. Петропавловск), проективное покрытие 90—100, задернованность — 10—12%; 2) засушливая разнотравно-красноковыльно-ковылковая степь на южном черноземе (пос. Шортанды), покрытие в сухие годы 50, во влажные — 60—70, задернованность — 6—8 %; 3) сухая типчаково-ковылковая степь на темно-каштановой почве (с. Арыкты), покрытие 50, задернованность — 6—8 %; 4) опустыненная полынно-типчаково-ковылковая степь на светло-каштановой почве (с. Баршино), покрытие 40, задернованность — 6 %.

ТАБЛИЦА 1

Состав, встречаемость и обилие почвенных водорослей в основных типах биогеоценозов

Вид	Умеренно-засушливая степь	Засушливая степь	Сухая степь	Опустыненная степь
Cyanophyta				
Synechocystis aquatilis Sauv.	p 1			
S. crassa Woronich.	p 1			
Gloeocapsa minuta (Kütz). Hollerb. ampl.	o 1			
Nostoc commune Vauch.	s 5	s 5	s 5	h 2
N. linckia (Roth) Born. et Flah.	p 2	p 1		
**N. muscorum* Ag.	p 1			
N. paludosum Kütz.	o 2			
N. punctiforme (Kütz.) Hariot	h 2	h 2		
Anabaena variabilis Kütz.	h 1			
**Cylindrospermum majus* Kütz.	o 1			
Scytonema hofmanii Ag.	p 2			
S. ocellatum Lyngb.	s 5	s 5	h 2	p 1
Tolypothrix tenuis Kütz.	h 2	p 1	o 1	
Calothrix elenkinii Kossinsk.	h 2	p 2		
Oscillatoria amoena (Kütz.) Gom.		o 1	o 1	
O. animalis Ag.	p 1			
O. brevis (Kütz.) Gom.			o 2	
O. formosa Bory			o 2	
**O. jenensis* G. Schmid		h 3		
**O. spirulinoides* Woronich.			p 2	
O. terebriformis (Ag.) Gom.	o 2			
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	s 3	s 3	s 2	h 1
Ph. bohneri Schmidle			h 2	
Ph. corium (Ag.) Gom.	s 2	h 2	p 2	p 1
Ph. dimorphum Lemm.	p 2			
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	h 3	h 2	h 3	p 1
Ph. fragile Gom.	h 2	h 1	p 2	o 1
**Ph. frigidum* F. E. Fritsch	p 2			o 1
Ph. henningsii Lemm.			h 2	p 1
Ph. inundatum Kütz.	o 1			
Ph. molle (Kütz.) Gom.		h 2		p 1
Ph. papyraceum (Ag.) Gom.		h 2	h 2	
**Ph. paulsenianum* B.-Peters. f. *takyricum* Novitsch.		p 2	h 3	p 1
Ph. tenue (Menegh.) Gom.	h 2	o 2	o 2	o 2
Ph. tenuissimum Woronich.	h 1	h 2	h 1	p 1
Ph. uncinatum (Ag.) Gom.	o 3			
Ph. valderiae (Delp.) Geitl.		p 2		
Symploca muscorum (Ag.) Gom.	h 3	h 3	o 3	
**S. willei* Gardn. f. *hollerbachiana* Elenk.	o 2		o 1	
**Lyngbya compressa* Uterm.	o 2	p 2	o 1	o 1
L. martensiana Menegh.	o 1			
L. lagerheimii (Möb.) Gom. f. *edaphica* (Hollerb.) Elenk.		h 2		
**L. nigra* Ag.		p	p 2	
**Schizothrix adunca* Schwabe	o 2	h 3	h 1	p 1
Sch. fasciculata (Näg.) Gom.		p 2		
Sch. lardacea (Ces.) Gom.	p 1	h 2	h 1	p 2
Sch. lenormandiana Gom.	p 2	h 2		p 2
Microcoleus chthonoplastes (Fl. Dan.) Thur.		h 4	p 2	
M. paludosus (Kütz.) Gom.	p 2			
M. tenerrimus Gom.		h 3	h 2	p 2
M. vaginatus (Vauch.) Gom.	s 5	s 5	s 5	h 3
**Plectonema battersii* Gom.		p 2	p 1	
P. boryanum Gom.	h 2	h 3	h 2	h 1
P. edaphicum (Hollerb.) Vaul.	o 2	h 2		h 1
P. gracillimum (Zopf) Hansg.		p 2		p 1
P. notatum Schmidle	p 2	h 3	h 2	
Chlorophyta				
Chlamydomonas elliptica Korsch.			o 1	o 1
**Ch. gelatinosa* Korsch.			p 1	
Ch. gloeogama Korsch.	p 2	p 1		p 1
**Ch. intermedia* Chod.	o 1			

Вид	Умеренно-засушливая степь	Засушливая степь	Сухая степь	Опустыненная степь
**Ch. reinhardii* Dang.	h 2	p 2		
Chlorosarcinopsis minor (Gern.) Herndon	h 2		o 2	
**Ch. pseudominor* Groover et Bold	h 3	h 2	p 2	p 2
**Tetracystis aggregata* Brown et Bold	s 4	s 2	h 2	h 1
Fernandinella alpina Chod. em. Korsch.	p 2			
Radiosphaera sphaericam (Korsch.) Fott	h 3	h 3	h 2	p 2
**Chlorococcum hypnosporum* Starr	h 2	h 3	o 1	
Ch. humicola (Näg.) Rabenh.	h 3	h 3	h 1	h 1
**Spongiochloris spongiosa* Starr	p 1		p 1	
**Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrová	p 3	p 1		
Dictyococcus irregularis B. Peters.	p 2	p 2		
**Dictyochloris fragrans* Visch. et Starr	o 2			
**Muriella magna* Fritsch et John	p 2			
**Planctosphaeria texensis* Bischoff et Bold	o 3			
**Kentrosphaera bristolae* G. M. Smith	h 3			
**Chlorella mirabilis* V. Andr.			h 2	p 2
Ch. vulgaris Beijer.	h 2	h 2	h 2	h 1
**Scotiellopsis laevicostata* (Hollerb.) Puncocharova et Kalina	0 1			
Ulothrix tenerrima Kütz.	p 1			
**Ulothrichopsis cylindrica* Wichmann		p 1		
Chlorhormidium dissectum (Gay) Farooqui	p 1			
Ch. flaccidum (Kütz.) Fott f. *typica*	h 3	h 2	h 1	p 1
Ch. flaccidum var. *nitens* Menegh. em. Klebs.	h 2	h 2		p 1
Ch. montanum (Hansg.) Starmach		o 1		
Stichococcus minor Näg.	h 1	p 1		
**Microspora quadrata* Hazen	o 2			
Gongrosira terricola Bristol	h 2	p 2		
Cosmarium cucurbita Bréb.	h 1	o 1		
Xanthophyta				
**Pleurochloris anomala* James		h 1		
**P. commutata* Pasch.	p 2	p 1		p 1
P. magna B.-Peters.	h 2	h 2	h 2	h 1
**P. pyrenoidosa* Pasch.	p 2			
Botrydiopsis arhiza Borzi	p 1			
B. eriensis Snow	h 2	h 1	h 2	p 2
**Monallantus brevicylindrus* Pasch.	p 2			
Polyedriella helvetica Pasch.	h 2	p 2		
Bumilleriopsis peterseniana Visch. et Pasch.		p 2	o 1	o 1
**Sphaerosorus coelastroides* Pasch.	o 1			
Heteropedia plana Pasch.			o 2	
Heterothrix bristoliana Pasch.	p 2			
H. exilis (Klebs.) Pasch.	h 2	h 2	o 2	
Heterococcus chodatii Visch.	h 2	p 1		
Bacillariophyta				
**Navicula cuspidata* Kütz.	o 2			
N. mutica Kütz. var. *mutica*	s 3	s 3	h 2	h 1
N. mutica var. *cohnii* (Hilse) Grun.	h 2		p 1	
N. mutica var. *nivalis* (Ehr.) Hust.	p 2	h 2	h 2	p 1
**N. neoventricosa* Hust.	h 2	p 1		
**N. pelliculosa* (Bréb.) Hilse		p 1	p 1	
Pinnularia borealis Ehr.	s 4	s 3	h 2	h 2
**Amphora veneta* Kütz.	p 2			
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	s 5	s 5	s 3	h 2

Примечание. Частота встречаемости видов: o — очень редко, p — редко, h — часто, s — очень часто; оценка обилия: 1 — единично, 2 — мало, 3 — довольно много, 4 — много, 5 — обильно. Звездочкой отмечены виды, впервые обнаруженные для почвенной альгофлоры степей Казахстана.

Всего в зональных степях за период исследований зарегистрировано 108 видов водорослей (табл. 1). Из них 56 видов (52.3 %) составляют синезеленые, в основном виды родов порядков *Oscillatoriales* (*Phormidium*, *Microcoleus*, *Schizothrix*, *Lyngbya*, *Plectonema*) и *Nostocales* (*Nostoc*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Calothrix*). Общими для всех биогеоценозов были *Nostoc commune*, *Scytonema ocel-*

latum, *Phormidium autumnale*, *Ph. corium*, *Ph. fragile*, *Ph. tenuissimum*, *Schizothrix adunca*, *Sch. lardacea*, *Plectonema boryanum*. Наряду с синезелеными выявлен довольно разнообразный состав зеленых водорослей — 31 вид (28 %), относящихся к порядкам *Chlamydomonadales*, *Chlorosarcinales*, *Chlorococcales* и *Ulotrichales*. Наиболее распространены *Chlorosarcinopsis pseudominor*, *Tetracystis aggregata*, *Chlorococcum humicola*, *Radiosphaera dissecta* и *Chlorchormidium flaccidum* f. *typica*. Во всех биогеоценозах обнаружены диатомовые и желтозеленые водоросли, но обилие последних, как правило, низкое.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение жизненных форм почвенных водорослей в основных типах биогеоценозов (% от общего числа видов)

Жизненная форма	Умеренно-засушливая степь	Засушливая степь	Сухая степь	Опустыненная степь
P+PF-форма	35.9	39.3	42.8	37.5
M-форма	5.6	8.2	10.8	12.5
NF-форма	1.2	1.6	1.8	2.5
C+CF-форма	11.2	4.9	3.6	5.0
Ch-форма	18.0	18.0	17.8	20.0
H-форма	10.1	11.5	5.4	7.5
X-форма	11.3	6.6	5.4	5.0
B-форма	6.7	9.9	12.4	10.0

Примечание. PF и CF-формы — азотфиксирующие водоросли.

Экологический анализ, проведенный по системе жизненных форм почвенных водорослей Э. А. Штиной (Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981), показал, что альгофлора основных биогеоценозов представлена, если исключить случайные и редкие виды (*Microspora quadrata*, *Cosmarium cucurbita*, *Amphora veneta*), эдафофильными формами. Преобладают сравнительно засухоустойчивые нитевидные и колониальные синезеленые: P-, M- и N-жизненные формы. В общей сложности они составляют 42.7—55.4 % от общего числа видов (табл. 2). Значительна доля в составе альгофлоры Ch-формы (17.8—20 %) — одноклеточные зеленые и желтозеленые, имеющие широкую экологическую амплитуду. Из других групп следует отметить B-форму, к которой относятся диатомовые. Хотя разнообразие их небольшое, ряд видов, в частности *Hantzschia amphioxys*, *Pinnularia borealis* и *Navicula mutica* var. *mutica*, входит в число основных. Являясь подвижными, диатомовые, очевидно, способны перемещаться из сухих микрозон в более влажные и благодаря этому могут выживать в почвах с острым дефицитом влаги (например, в опустыненной степи).

Таким образом, основной комплекс альгосинузий в зональных степях Казахстана составляют водоросли, приспособленные по своим морфологическим и биологическим особенностям к условиям недостаточного увлажнения. Общим для флористических списков изученных биогеоценозов является преобладание синезеленых водорослей порядка *Oscillatoriales*, что отмечают также и другие исследователи альгофлоры степей (Штина, 1959; Сдобникова, 1969; Андреева, Сдобникова, 1975; Пивоварова, 1974; Приходькова, 1977).

Вместе с тем при сравнении состава почвенных водорослей исследованных степей выявляются различия по богатству альгофлоры, интенсивности развития доминирующих видов и соотношению жизненных форм.

Наиболее сложные по составу синузии формируются в богаторазнотравно-морковниково-красноковыльной степи — 81 вид. Наряду с синезелеными водорослями (46.9 %) значительное место занимают зеленые (32.1 %). Желтозеленые составляют 12.4, диатомовые — 5.6 %. Основной комплекс образуют наземные синезеленые, принадлежащие M-, NF- и PF-формам (табл. 2, 3), напочвенные разрастания которых, однако, ограничиваются густым травостоем, задернованностью почвы и большим количеством подстилки (270 г/м^2). Содоминанты — диатомовые и зеленые водоросли.

ТАБЛИЦА 3

Биомасса почвенных водорослей в основных типах биогеоценозов, данные 1978—1981 гг. (пределы колебаний, г/м²)

Водоросли	Умеренно-засушливая степь	Засушливая степь	Сухая степь	Опустыненная степь
Cyanophyta				
Microcoleus vaginatus	2.08—10.48	4.41—42.04	8.52—4.03	0.03—0.20
Nostoc commune	7.00—28.27	1.43—94.46	1.52—23.32	0.01—0.01
Scytonema ocellatum	0.92—2.14	1.61—18.04	0.00—0.24	—
Symploca muscorum	0.00—0.54	0.13—0.06	0.00—0.01	—
Всего . . .	10.00—41.43	7.58—154.60	10.05—26.60	0.04—0.21
Chlorophyta				
Виды порядка *Chlorococcales*	0.04—0.11	0.02—0.14	0.01—0.01	0.01—0.01
Chlorhormidium sp.	0.07—0.54	0.01—0.34	0.00—0.01	—
Всего . . .	0.11—0.65	0.03—0.48	0.01—0.02	0.01—0.01
Bacillariophyta				
Hantzschia amphioxys	0.53—4.75	0.60—2.80	0.29—0.32	0.02—0.05
Pinnularia borealis	0.50—1.52	0.04—0.37	0.01—0.02	0.01—0.01
Navicula mutica	0.01—0.33	0.01—0.03	0.00—0.01	0.01—0.00
Всего . . .	1.04—6.60	0.65—3.28	0.30—0.35	0.04—0.06
Общая биомасса . . .	11.15—48.68	8.26—158.44	10.36—26.97	0.09—0.28

Примечание. Прочерк означает отсутствие вида, 0.00 — биомасса менее 0.01 г/м².

В следующей разнотравно-красноковыльно-ковылковой степи (подзона засушливых степей) выявлен 61 вид водорослей, снижается разнообразие зеленых (25.0 %) и несколько возрастает относительная роль синезеленых водорослей (53.3 %). При разреженном травостое и небольшом задернении поверхности почвы в этой степи нередко разрастаются в массе *Nostoc commune*, *Microcoleus vaginatus*, *Scytonema ocellatum*, образуя прочно спаянные с почвой пленки, или налеты, чаще смешанного состава. В пленках постоянно присутствуют диатомовые, а во влажные периоды — *Microcoleus chthonoplastes*, *Schizothrix adunca*, *Symploca muscorum*, виды рода *Phormidium* и *Oscillatoria jenensis*. В целом видимые разрастания занимали 30—50 % поверхности почвы. Биомасса водорослей, учтенная расчетно-объемным способом, сравнительно высокая, достигающая в момент максимального их развития 158.44 г/м². В сухое время величина ее снижается до 8.26 г/м², а видимость налетов создается массой пустых чехлов и отмерших колоний. По микропонижениям и небольшим западинам часто и обильно развивались крупные многослойные слоевища *Nostoc commune*, сухой вес которых в среднем составлял 2.96 г/м² (на отдельных учетных площадках до 6 г/м²). В экологическом спектре возрастает значение ксерофитных P-, M- и N-форм и уменьшается доля C- и X-форм, виды которых сравнительно требовательны к влажности и большей частью обнаруживаются в теневых местах под укрытием высших растений.

В более ксерофитной разнотравно-типчаково-ковылковой степи (подзона сухих степей) общее число видов водорослей сокращается до 51 в основном за счет обеднения зеленых (21 %) и желтозеленых (9.8 %). В спектре жизненных форм (табл. 2) происходит дальнейшее сокращение числа видов, предпочитающих более или менее мезофильные условия. Так, C- и X-формы насчитывают по 2 вида из родов *Chlamydomonas*, *Bumilleriopsis*, *Heteropedia*, H-форма — 3 вида из родов *Chlorhormidium* и *Heterothrix*. Характерные для засушливой подзоны наземные разрастания встречаются и в этой степи, но приурочены они в основном к дерновинкам ковылка и типчака, массового развития в них достигают

только 2 вида: *Nostoc commune* и *Microcoleus vaginatus* (биомасса 60—80 г/м^2), участие диатомовых водорослей незначительное (0.30—0.35 г/м^2). На открытой поверхности почвы видимые разрастания отсутствуют, биомасса низкая (2—4 г/м^2) и слагается практически одним видом — *Microcoleus vaginatus*. В результате средняя величина биомассы, определенная для всей площади опытного участка, несмотря на наличие видимых разрастаний, невысокая, по максимальным значениям на порядок ниже по сравнению с засушливой степью (табл. 3). Пленки *Nostoc commune* также наиболее обильны в типчаково-ковылковой и полынных парцеллах на солонцеватых почвах, где их сухой вес в среднем составлял 1.20—1.80 г/м^2.

В опустыненной полынно-типчаково-ковылковой степи водоросли не образуют видимых разрастаний. Всего зарегистрировано 37 видов, из них половину составляют Р- и М-формы: виды родов *Phormidium*, *Plectonema*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Schizothrix*. Азотфиксирующие формы представлены одним видом — *Nostoc commune*. Особенностью синузий в опустыненной степи является также полное отсутствие нитевидных форм из желтозеленых водорослей. Развитие водорослей всех групп низкое, общая биомасса не превышает 0.28 г/м^2, что на 2 порядка ниже, чем в более северных степях.

Таким образом, с нарастанием дефицита влаги в сухих и опустыненных степях происходит обеднение состава альгофлоры и особенно сравнительно влаголюбивых С-, Х- и Н-жизненных форм, снижается абсолютное количество водорослей, особенно азотфиксирующих форм порядка *Nostocales*, и как следствие этого возрастает относительное значение видов порядка *Oscillatoriales* (Р- и М-форм). Сходные изменения в составе альгосинузий в сухих и опустыненных степях Кустанайской обл. наблюдали Э. А. Штина и Н. Н. Болышев (1963). По данным Л. Н. Новичковой-Ивановой (1980), одним из показателей степени аридности альгофлоры является соотношение синезеленых и зеленых водорослей. В изученных нами биогеоценозах оно составляет в умеренно-засушливой степи 1.4 : 1, в опустыненной — 2.1 : 1. Но особенно показательным оказалось соотношение осцилляториевых и ностоковых, которое в умеренно-засушливой степи равно 2.2 : 1, в опустыненной — 9.5 : 1. Вместе с тем развитие синузий почвенных водорослей находится в тесной зависимости и от особенностей растительных сообществ. Так, при большой сомкнутости травостоя и высокой задернованности почвы в богаторазнотравно-морковниково-красноковыльной степи водоросли распределяются диффузно между высшими растениями. Напочвенные же синузии в виде различного типа налетов и пленок более типичны для ковылковых степей с проективным покрытием 50—70 и задернованностью 6—8 %.

Исследование биогеоценозов катены проводили в подзоне засушливых степей Атбасарской равнины на заповедном участке опытного хозяйства ВНИИЗХ (пос. Шортанды). Распределение растительности и почв на модельном участке (от вершины гривы до западины) носит поясной характер, обусловленный изменениями в степени увлажнения. На плакорных и слабонаклонных формах рельефа с южными черноземами господствуют типчаково-ковылковые и разнотравно-ковыльно-ковылковые степи. По склонам невысоких грив на лугово-черноземных почвах распространены более мезофильные разнотравно-ковылково-красноковыльные степи. Ниже их сменяют галофитные варианты степных ассоциаций — грудницево-типчаковые степи на лугово-черноземных солонцеватых почвах. Замыкает ряд степных ассоциаций разнотравно-ковыльно-типчаковые степи со *Spirea hypericifolia* на черноземно-луговых почвах. Ближе к заболоченной западине распространены осоково-злаковые влажные луга на луговых солонцах, а по борту западины — злаково-осоковые луга на лугово-болотных перегнойных почвах. Центральная часть западины занята кочковатым осоковым с *Carex omskiana* болотом на болотной торфянисто-глеевой почве.

Синузии почвенных водорослей в степных, луговых и болотных биогеоценозах разграничиваются довольно четко по видовому и экологическому составам и набору доминантных видов.

Альгосинузии степных биогеоценозов по составу и строению во многом сходны с ранее рассмотренными синузиями зональных степей, а именно в флористическом спектре преобладают виды порядка *Oscillatoriales*, относящиеся

к Р- и М-формам, и одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, главным образом представители Ch-формы (табл. 4). Напочвенные синузии распространены в сообществах открытого типа с проективным покрытием 50—60%. Это типчаково-ковылковая и грудницево-типчаковая степи, где биомасса водорослей наиболее высокая, достигающая при интенсивном развитии напочвенных пленок на первом участке 188.4, на втором — 110.92 г/м².

По направлению от ксерофильных к мезофильным вариантам степей прослеживается постепенная смена видового и экологического составов альгосинузий, в частности долевое участие видов Р-формы снижается, а относительно влаголюбивых С- и Х-форм, наоборот, возрастает (табл. 4). В грудницево-типчаковой степи в связи с солонцеватостью почвы мало зеленых (8 видов) и желтозеленых (5 видов) водорослей, слабо развивается *Scytonema ocellatum* (0.38 г/м²), но значительного обилия достигает *Microcoleus chthonoplastes* (5.52 г/м²). Благодаря дополнительному увлажнению появляются виды, свойственные больше луговым почвам. Это *Aphanothece microscopica* Näg., *Pinnularia intermedia* Lagerst., *Cylindrocystis brebissonii* Menegh. Соответственно меняется и соотношение жизненных форм, а именно снижается число Х- и Ch-форм при одновременном увеличении С- и В-форм. Синузии водорослей в разнотравно-ковыльно-типчаковой с кустарниками степи носят переходный характер и содержат как «степные», так и свойственные влажным лугам виды. К последним относятся *Lyngbya martensiana*, *Tribonema minus* Hazen, *T. vulgare* Pasch., *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Müll., *Pinnularia viridis* (Nitzsch) Ehr. Одновременно число «степных» видов сокращается. Так, из рода *Phormidium* отмечено 6 видов (в ковылковой степи 11), а из рода *Schizothrix* — 1 вид — *Sch. arenaria* (Berk.) Gom. Биомасса на 50 % слагается крупноклеточными формами диатомовых — *Hantzschia amphioxys* var. *major*, *Navicula cuspidata* и виды рода *Pinnularia* (табл. 5), что также больше характерно для луговых ценозов (Штина, Болышев, 1960).

ТАБЛИЦА 4

Соотношение жизненных форм почвенных водорослей в биогеоценозах катены (процент от общего числа видов)

Жизненная форма	Типчаково-ковылковая степь	Разнотравно-ковылково-красноковыльная степь	Грудницево-типчаковая солонцеватая степь	Разнотравно-ковыльно-типчаковая с кустарниками степь	Разнотравно-осоково-злаковый луг	Разнотравно-злаково-осоковый луг	Осоковое болото
P+PF-форма	39.3	29.6	29.1	26.8	23.0	16.4	13.3
M-форма	8.2	9.9	10.9	5.0	4.9	3.0	0.0
NF-форма	1.6	1.4	1.8	1.6	1.6	1.5	0.0
Ch-форма	18.0	19.8	16.4	16.6	16.4	10.5	8.9
C+CF-форма	4.9	8.4	10.9	13.3	18.0	25.3	24.4
H-форма	11.5	11.2	9.1	11.7	14.7	17.9	22.2
X-форма	6.6	9.8	7.3	13.3	9.9	11.9	13.4
B-форма	9.9	9.9	14.5	11.7	11.5	13.5	17.8

Альгосинузии собственно луговых биогеоценозов характеризуются дальнейшим увеличением числа гидрофильных видов. Так, если в разнотравно-ковыльно-типчаковой степи они составляют 6 % всей альгофлоры, то в сообществах луговых ценозов — 30 %. Гидрофильный комплекс состоит из конъюгатов (виды родов *Cosmarium*, *Gonatozygon*, *Zygnema*, *Mougeotia*) и водных форм из протококковых (виды родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*) и улотриксовых (*Uronema confervicolum* Lagerh., виды родов *Geminella*, *Gloeotila*). В состав диатомовых входят типичные для болот виды родов *Eunotia*, *Epithemia*, *Nitzschia*. В общем флористическом списке (83 вида) синезеленые и зеленые водоросли представлены равным числом видов. Среди эдафофильной флоры спектр жизненных форм явно сдвигается в сторону увеличения роли влаголюбивых водорослей: С-формы за счет видов родов *Gloeocapsa*, *Gloeothece*, *Microcystis* и Н-формы за счет видов родов *Tribonema*, *Ulothrix*, *Stichococcus*. Биомасса в равной

ТАБЛИЦА 5

Биомасса почвенных водорослей в биогеоценозах катены, данные 1978—1980 гг. (пределы колебаний, г/м^2)

Водоросли	Типчаково-ковылковая степь	Разнотравно-ковылково-красноковыльная степь	Грудницево-типчаковая солонцеватая степь	Разнотравно-ковыльно-типчаковая с кустарниками степь	Разнотравно-осоково-злаковый луг	Разнотравно-злаково-осоковый луг	Осоковое болото
Cyanophyta							
Microcoleus vaginatus+*M. chthonoplastes*	3.60—40.40	0.22—2.40	2.38—21.06	1.70—4.44	1.05—1.50	0.08—0.30	—
Nostoc commune	0.46—132.00	0.24—6.13	0.52—79.53	1.28—5.56	9.43—13.05	13.14—15.08	—
Scytonema ocellatum	0.18—15.20	0.23—1.27	0.11—0.38	0.10—1.00	0.30—0.84	0.12—0.22	—
Symploca muscorum	0.01—0.08	0.05—0.20	0.01—0.04	0.10—0.30	<0.01	<0.01	—
Виды порядка *Chroococcales*	—	—	—	—	0.32—3.55	0.60—2.00	0.85
Всего	4.25—187.68	0.74—10.00	3.02—101.01	3.18—11.30	11.10—18.94	13.86—17.60	0.85
Chlorophyta							
Виды порядка *Chlorococcales*	0.01—0.10	0.01—0.50	0.01—0.03	0.25—0.40	0.05—0.26	0.02—0.80	0.20
Chlorhormidium sp. sp.	0.00—0.04	0.01—0.81	—	0.10—0.42	0.02—0.74	0.04—0.20	0.50
Oedogonium sp.	—	—	—	—	—	0.25—1.18	3.18
Zygnema sp.	—	—	—	—	—	1.50—2.12	0.90
Всего	0.01—0.14	0.02—1.31	0.01—0.03	0.35—0.82	0.07—1.00	1.81—4.30	4.78
Bacillariophyta							
Hantzschia amphioxys	0.05—0.47	0.03—3.20	0.10—9.08	1.03—10.30	2.03—15.30	1.90—8.30	2.00
Pinnularia borealis	0.00—0.15	0.02—0.85	0.04—0.80	0.70—6.08	0.90—6.20	0.14—3.08	1.20
Navicula cuspidata	—	—	—	0.90—2.00	0.80—10.00	0.30—6.10	2.08
Nitzschia sp.	—	—	—	—	0.02—0.20	0.04—0.62	1.00
Всего	0.05—0.62	0.05—4.05	0.14—9.88	2.63—18.38	3.75—31.70	2.38—18.10	6.28
Общая биомасса	4.30—188.44	0.80—15.36	3.16—110.92	6.16—30.50	14.92—51.64	18.05—40.00	11.06

степени слагается синезелеными (в основном *Nostoc commune*) и диатомовыми водорослями с участием гидрофильных видов из зеленых (табл. 5).

Альгофлора болота на 48 % представлена гидрофильными водорослями. Наибольшее число их насчитывается среди зеленых — 27 видов, или 69.2 %. Это виды родов *Carteria*, *Gonium*, *Coelastrum*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Spirogyra*. Многие из них — типичные обитатели водной среды. Желтозеленые водоросли представлены в основном видами родов *Tribonema* и *Bumilleria*, обычными для болотных биотопов. Вторая отличительная черта болотных альгосинузий — слабое развитие синезеленых водорослей, биомасса их в момент наблюдений, несмотря на достаточное увлажнение, не превышала 0.85 г/м^2. Широко распространенные на степных и луговых участках виды родов *Nostoc*, *Microcoleus*, *Scytonema*, *Symploca* в образцах болотной почвы не обнаружены. В культурах зарегистрировано 17 видов преимущественно из родов *Gloeocapsa*, *Synechocystis*, *Synechococcus*, *Microcystis*, *Oscillatoria*. Род *Phormidium* представлен 2 видами: *Ph. foveolarum* и *Ph. fragile*. Среди эдафофильных водорослей больше всего видов С- и Н-форм (22.2—24.4 %). Участие Ch- и Р-форм, наиболее многочисленных в степных биоценозах, здесь невелико (8.9—13.3 %).

В общей сложности в исследованных нами биогеоценозах степной зоны Казахстана выявлены 180 видов водорослей, относящихся к 12 порядкам и 78 родам. Пространственная структура альгосинузий, экологический состав и состав жизненных форм водорослей для каждого типа биогеоценозов специфичны. В собственно степных биогеоценозах основу синузий составляют напочвенные синезеленые водоросли, эдификаторное значение которых возрастает при продвижении от северных к более южным опустыненным степям. В сукцессионном ряду биогеоценозов катены типичные для степей наземные разрастания синузий с увеличением гидроморфизма почв постепенно исчезают, сменяясь в болотах западин гидрофильными группировками диффузного характера, в составе которых значительное участие принимают водные формы. Выявленные нами максимальные величины биомассы водорослей, за исключением синузий в опустыненной степи, соответствуют средним и высоким показателям, которые приводятся в литературе для почвенных водорослей. Заслуживает внимание высокое участие в образовании биомассы степных альгосинузий азотфиксирующих форм.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М., *Сдобникова Н. В.* О почвенных водорослях степных фитоценозов Прибайкалья. — Нов. сист. низш. раст., 1975, т. 12, с. 81—88. — *Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 679 с. — *Келлер Б. А.* Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитоценологические. Вып. 2. Низшие растения на зональных почвах и столбчатых солонцах в полупустыне. Воронеж: Изд-во Ком. НКЗ, 1926, с. 1—16. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 255 с. — *Пивоварова Ж. Ф.* Сравнительная характеристика альгосинузий под некоторыми растениями горных степей Иссык-Кульской котловины Тянь-Шаня и Юго-Восточного Алтая. — Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 1974, т. 1, № 5, с. 25—32. — *Приходькова Л. П.* Видовой состав и численность синезеленых водорослей некоторых фитоценозов Хомутовской степи. — В кн.: Исследование почв и почвенных режимов в степных биогеоценозах Приазовья. Пущино: НЦБИ, 1977, с. 64—78. — *Сдобникова Н. В.* Почвенные водоросли. — В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969, с. 295—306. *Штина Э. А.* Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 8, с. 1062—1074. — *Штина Э. А.*, *Антипина Г. С.*, *Козловская Л. С.* Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука. 272 с. — *Штина Э. А.*, *Болышев Н. Н.* Водоросли солонцов. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 11, с. 1619—1629. — *Штина Э. А.*, *Болышев Н. Н.* Сообщества водорослей в почвах сухих и пустынных степей. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 5, с. 670—680. — *Штина Э. А.*, *Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Поступило 12 V 1983.

SUMMARY

Specific features of alga synusia in different types of biogeocoenoses of zonal steppes and catena are shown. In the steppe biogeocoenoses soil blue-green algae are dominating, edificative value of whom is increased from temperate-arid to more southern deserted steppes. In the succession series of catena biogeocoenoses edaphohytic species gradually disappear with the increase of hydromorphism, changing in the depression swamps for the groups with considerable participation of hydrophylous forms of the Chlorophyta and diatoms.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.542.2

В. Ф. Тарасевич

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CYPERUS* (*CYPERACEAE*)

V. F. TARASEVICH. PALYNOMORPHOLOGY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *CYPERUS* (*CYPERACEAE*)

Впервые подробно изучена морфология пыльцевых зерен 16 видов рода *Cyperus* с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Все исследованные виды по форме пыльцевых зерен, расположению, числу и очертанию апертур, а также скульптуре мембран на апертурах подразделяются на 3 типа с 2 подтипами. Для большинства видов отмечается высокое содержание (до 100%) деформированных и стерильных пыльцевых зерен.

Сем. *Cyperaceae* считается однообразным с палинологической точки зрения. Однако исследование морфологических особенностей пыльцевых зерен представителей рода *Cyperus* L., произрастающих на территории СССР, и некоторых тропических видов с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов, выявило, что они неоднотипны и могут быть объединены в 3 типа с 2 подтипами.

Род *Cyperus* является одним из самых крупных в сем. *Cyperaceae*. Он насчитывает около 300 видов, произрастающих в тропических, субтропических и реже — в умеренных областях. Представители рода *Cyperus* — это многолетние или однолетние травы, обитающие по берегам водоемов, на болотах, сырых местах, а также на поливных полях. Некоторые из них возделываются в сельском хозяйстве.

В литературе отсутствуют специальные исследования, посвященные палиноморфологии этого рода. В некоторых пыльцевых флорах (Nair, 1965; Bonnefille, 1971; Bonnefille, Riollet, 1980; Maley, 1974; Rao, Ong, 1974; Тарасевич, 1983) встречаются описания отдельных видов. Среди них следует особо отметить пыльцевую флору «Pollens des savanes d'Afrique orientale» R. Bonnefille и G. Riollet, где приводятся прекрасные микрофотографии 7 видов и краткие описания. Фрагментарность и слабая изученность морфологии пыльцевых зерен рода *Cyperus*, как и семейства осоковых в целом, связаны, по-видимому, с двумя основными причинами: однообразной морфологией и сильной деформацией. Проведенное нами исследование показало, что в препаратах встречается до 100 % зерен измятых, полупустых или совсем лишенных клеточного содержимого (табл. 1), поэтому трудно бывает установить форму пыльцевых зерен, выяснить число и очертание апертур, а отсюда решить вопрос, к какому морфологическому типу они относятся. Палинологи, изучавшие отдельные виды рода *Cyperus*, указывают в описаниях разное число апертур. В работе P. K. K. Nair (1965) описаны три вида как 1-(2—3)-апертурные. A. N. Rao и E. F. Ong (1974) у пыльцевых зерен *C. aromaticus* (Ridl.) Mattf. et Kükenth. устанавливают 4 апертуры. Bonnefille и Riollet (1980), описавшие 7 видов, указывают от 5 до 7 апертур.

Проведенное нами исследование охватывает все виды рода *Cyperus*, произрастающие в СССР (Шишкин, 1935), а также некоторые тропические. Всего изучено 16 видов, при этом бóльшая часть — впервые. Цель настоящей работы — изучение морфологии пыльцевых зерен *Cyperus* и выяснение таксономического значения их морфологических признаков у данного рода.

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика пыльцевых зерен некоторых видов рода *Cyperus*

Вид	Форма пыльцевых зерен	Общие размеры, мкм	Диаметр полярной поры, мкм	Размеры боковых апертур, мкм	Число апертур	Толщина экзины, мкм	Процент деформации	Исследованные образцы
Тип I Pycreus								
Подтип 1 fuscus								
Cyperus fuscus	Шаровидная	27.0—30.2	10.5—15.5		6	1.3	100	Бывш. Киевская губ., Белая Церковь, 1926, Победимова; Харьковская обл., Змиевский р-н, о. Лиман, 1972, Цвелев
C. soongoricus	»	20.0—23.5	8.0—11.2;	5.0—11.2×2.5—10.1	5, 6	1.4	100	Долина р. Черный Иртыш, Тас-Батыр, 1930, Гончаров
C. difformis	»	30.0—35.7	7.1—10.0;	7.0—13.1×5.0—8.2	6	1.1	99	Приморский край, Шкотовский р-н, берег бухты Арбек, 1968, Здоровьева
C. tenuispicus	»	19.0—23.4	4.0—4.4×8.3—8.8		5, 6	1.3	100	Birma, Mergui, 1930, № 3081, Parker
Подтип 2 glaber								
C. glaber	»	(26.0) 30.2—37.8	4.8—10.2;	5.3—10.0×7.9—19.3	6—8	1.3	Около 72	Южное побережье Крыма, Кореиз, 1928, Ильин
C. iria	»	23.9—30.5	5.6—10.0;	4.3—6.0×5.7—8.2	(5) 6 (8)	1.2	100	Kharsia, 1885, Clarke
C. orthostachyus	»	26.1—32.4	7.8—13.8;	10.0—15.0×3.5—7.5	6, 7 (8)	1.6	100	Дальний Восток, Черниговский р-н, 1932, № 659, Крамкова
C. glomeratus	»	29.3—31.8	8.0—17.1×(3.6) 5.5—9.0		6—8	1.4	98	Бывш. Сталинградская губ., 2-й Донской округ, ст. Потемкинская, 1927, № 238, Иванова, Наумова
C. amuricus	»	23.1—30.0	5.6—10.0;	5.5—9.0×7.5—10.0	(5) 6—8	1.4	96	Приморье, Константиновка, 1967, Грудзинская

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Форма пыльцевых зерен	Общие размеры, мкм	Диаметр полярной поры, мкм	Размеры боковых апертур, мкм	Число апертур	Толщина экзины, мкм	Процент деформации	Исследованные образцы
				Тип II Eleocharis				
C. longus	Пирамидальная	31.9—35.1× ×22.5—26.8	10.2—13.1	14.9—18.0× ×2.3—4.6	6	1.3	100	Симеиз, 1901, Golde
C. badius	»	34.3—40.1× ×22.2—26.0	9.0—10.2	10.9—15.4× ×4.0—6.9	6 (7)	1.1	95	Сухуми, устье р. Беслетки, 1932, Захарова
C. rotundus	»	(28.5) 31.6—35.0×22.4—27.0	10.1—12.5	12.0—16.2× ×4.3—5.6	6	1.4	30	Transcaucasia, Azerbajdzhan, prov. Baku, Saljan/, 929, Geideman, Doroshko
C. esculentus	»	(26.0) 30.0—41.1×21.5—33.9	10.9—14.0	10.0—15.4 (17.2) 2.8—8.8 (11.5)	(5) 6	1.2	75—100	Сухуми, 1921, Ал. и Ан. Федоровы; Struma, Topolnica, Petrič, 1931, Stojanoff
C. diffusus	»	22.4—30.0× ×18.8—21.0	8.0—10.2	12.0—14.1× ×2.4—4.7	6	1.0	Около 90	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич
				Тип III тропический				
C. alternifolius	Шаровидная и пирамидальная	24.0—26.1 21.6—23.7× ×25.0—28.1	6.6—9.3 5.4	7.8—12.5× ×2.9—6.5	(5) 6—8	1.2	Около 50	То же
C. papyrus	То же	25.0—30.1; 27.0—35.1× ×25.1—33.0	7.5—11.1 8.5—12.6	11.4—18.0× ×2.1—5.5	(5) 6—8	2.0	92	Calabria, Syria, 1872, Diokmitif

Материал и методика

Пыльца для исследования была взята в основном с гербарных образцов, хранящихся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), а также из оранжереи (*Cyperus alternifolius* L., *C. diffusus* Vahl.). Для всех изученных видов приводятся этикетки с гербарных листов. Микрофотографии пыльцевых зерен выполнены при увеличении в 1000 раз с иммерсией в лаборатории научной и прикладной фотографии и кинематографии АН СССР Б. Т. Шапковым. Электронные микрографии изготовлены в кабинете электронной сканирующей микроскопии Отдела высших растений БИНа. Пыльца для исследования с помощью светового микроскопа была обработана ацетолизным методом (Erdtman, 1952) с последующим окрашиванием основным фуксином. Последнее значительно облегчило выявление и измерение основных морфологических элементов. Изучение пыльцы с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35 проводили без какой-либо предварительной обработки пыльцевых зерен.

Результаты исследования

Сравнительное изучение морфологических особенностей пыльцевых зерен представителей рода *Cyperus* показало, что разные виды различаются формой, размерами пыльцевых зерен, расположением, очертанием и числом апертур. Основным диагностическим признаком, позволяющим подразделить виды на 3 обособленных типа, является форма пыльцевых зерен и характер расположения апертур (табл. 1).

Первый тип (I) характеризуется шаровидными пыльцевыми зернами с беспорядочно рассеянными по поверхности апертурами. К нему относятся следующие виды: *C. fuscus L.*, *C. soongoricus* Kar. et Kir., *C. difformis* L., *C. tenuispicus* Steud., *C. glaber* L., *C. iria* L., *C. orthostachyus* Franch. et Savat., *C. glomeratus* L., *C. amuricus* Maxim. Они имеют шаровидные пыльцевые зерна с (5) 6—8 апертурами, 19.0—37.8 мкм в диам., в очертании округлые или угловато-округлые, апертуры поровидные, округлые или овальные, и бороздовидные. Этот тип пыльцевых зерен был ранее описан нами как тип Pycreus (Тарасевич, 1983). На основании комплекса морфологических признаков пыльцевых зерен (числа апертур, очертания их и характера мембран на апертурах) этот тип разбивается на два подтипа.

Подтип 1 fuscus характеризуется пыльцевыми зернами с 5, 6 поровидными апертурами, более или менее округлыми или овальными, с нечеткими, плохо различимыми краями, мембрана апертур площадочная. К этому подтипу относятся 4 вида: *C. fuscus* (рис. 1, *4*; 2, *10* — см. вклейки), *C. soongoricus* (рис. 2, *12*), *C. difformis* (рис. 2, *1*, *2*), *C. tenuispicus*. Наблюдаются различия в размерах пыльцевых зерен. Наиболее крупные пыльцевые зерна (27.0—35.7 мкм) имеют *C. fuscus* и *C. difformis*, у двух других видов они более мелкие (19.0—23.5 мкм). При изучении с помощью СЭМ на примере *C. fuscus* (рис. 1, *4*) видна сглаженно-бугорчатая поверхность, которая в плане выглядит площадочной, площадки равномерно покрыты мелкими бугорками, чередующимися с мелкими округлыми перфорациями, мембрана апертур скульптирована разноразмерными, плотно примыкающими друг к другу площадками.

Подтип 2 glaber характеризуется пыльцевыми зернами с 6—8 апертурами, поровидными, округлыми, овальными, иногда угловатыми (рис. 2, *11*), изредка сливающимися, и бороздовидными, с четкими краями, мембрана апертур бугорчатая. К этому подтипу относятся 5 видов: *C. glaber* (рис. 2, *5*, *6*), *C. iria*, *C. orthostachyus* (рис. 2, *20*), *C. glomeratus* (рис. 2, *3*, *7*, *11*), *C. amuricus* (рис. 2, *9*, *15*). Исследование пыльцевых зерен *C. glaber* (рис. 1, *2*, *5*) и *C. glomeratus* (рис. 1, *3*) с помощью СЭМ показало, что поверхность их равномерно мелкобугорчатая, бугорки чередуются с мелкими перфорациями, мембрана апертур покрыта чаще округлыми, реже овальными бугорками, изредка сливающимися, довольно крупных размеров.

Второй тип (II) характеризуется пирамидальными пыльцевыми зернами с апертурами, ориентированными вдоль полярной оси. К нему относятся следующие виды: *C. longus* L. (рис. 2, *18*, *22*), *C. badius* Desf. (рис. 2, *23*), *C. rotun-*

dus L. (рис. 1, *8*; 2, *24*), *C. esculentus* L. (рис. 2, *17*, *21*, *25*), *C. diffusus* (рис. 2, *13*, *14*). Они обладают пирамидальными пыльцевыми зернами с 6 (7) апертурами, полярная ось 22.4—41.1 мкм, экваториальный диаметр 18.8—33.9 мкм, в очертании с экватора треугольные с закругленными вершинами, с полюса округло-пятиугольные (рис. 2, *14*, *21*), полярная (верхушечная) пора округлая или угловато-округлая, 8.0—14.0 мкм в диам., боковые апертуры бороздовидные, (7.0) 10.9—17.2 мкм дл., 2.8—8.8 мкм шир., реже вытянуто-овальные, с четкими, реже нечеткими (*C. diffusus*), ровными или волнистыми краями, мембрана их скульптирована бугорками или площадками извилистых очертаний, иногда сливающимися. Экзина тонкая, 1.1—1.4 мкм, скульптура при СМ мелкобугорчатая.

Исследование пыльцевых зерен этого типа на примере *C. rotundus*, проведенное с помощью СЭМ, позволило выявить субмикроскопические особенности поверхности экзины (рис. 1, *8*). Поверхность сглаженно-крупнобугорчатая или в плане площадочная, площадки равномерно покрыты очень мелкими бугорками, чередующимися с мелкими отверстиями; мембрана бороздовидных апертур скульптирована закругленными, реже островатыми бугорками, сливающимися по нескольку.

К этому же морфологическому типу относятся виды рода *Cyperus*, описанные и иллюстрированные в работе Bonnefille и Riollet (1980). Пыльцевые зерна, морфологически близкие к описанным, широко распространены в семействе осоковых. Они характеризуют подсем. *Cyperoideae* и были выделены нами ранее в особый тип Eleocharis (Тарасевич, 1983).

Третий тип (III) включает два тропических вида: *C. alternifolius* и *C. papyrus* L. У видов СССР этот тип пыльцевых зерен не встречается. Он является очень своеобразным и характеризуется одновременным присутствием и пирамидальных, и шаровидных пыльцевых зерен. Таким образом, этот тип является смешанным. Интересно, что у *C. alternifolius* (рис. 1, *1*, *6*; 2, *16*, *19*) преобладают шаровидные пыльцевые зерна, а у *C. papyrus* (рис. 2, *4*, *8*) — пирамидальные.

За основу систематического подразделения рода *Cyperus* мы взяли обработку этого рода Kükenthal (1935—1936), а также Б. К. Шишкиным (1935) с некоторыми изменениями по С. К. Черепанову (1973, 1981). Согласно Kükenthal, виды СССР укладываются в один подрод *Eucyperus* с двумя частями: *Pycnostachys* и *Choristachys*. В отличие от Kükenthal Шишкин род *Cyperus* s. str. подразделил на 2 подрода (*Pycnostachys* и *Cyperus*) и 4 ряда. По Kükenthal, изученные нами виды СССР группируются в 7 секций: *Haspani*, *Fusci*, *Compressi*, *Iriae*, *Distantes*, *Esculenti*, *Rotundi*.

Сравнительное изучение морфологии пыльцевых зерен рода *Cyperus* показало, что подрод *Pycnostachys* однотипен. Он относится к типу Pycreus подтипу fuscus и характеризуется пыльцевыми зернами шаровидной формы с беспорядочно расположенными апертурами. Этот палиноморфологический тип охватывает секции *Haspani*, *Fusci*, *Compressi*, *Iriae*, *Distantes* (табл. 2). Подрод *Cyperus* по строению пыльцевых зерен неоднороден. Он распадается на два резко различающихся типа, которые соответствуют рядам *Glabri* и *Longi*.

Ряд *Glabri* охарактеризован типом Pycreus подтипом glaber и имеет шаровидные пыльцевые зерна, а ряд *Longi* соответствует типу Eleocharis и резко отличается пирамидальными пыльцевыми зернами. Исключение в этом ряду составляет лишь *Cyperus amuricus*, имеющий шаровидные пыльцевые зерна и отнесенный нами к морфологическому типу Pycreus. Необходимо отметить, что виды подрода *Pycnostachys* по морфологии пыльцевых зерен проявляют большее сходство с видами ряда *Glabri* подрода *Cyperus*, чем последние с видами ряда *Longi* этого подрода. Особое место среди изученных видов рода *Cyperus* занимают виды ряда *Longi*, резко отличающиеся пирамидальной формой пыльцевых зерен с определенным расположением апертур. Отличия в морфологии пыльцевых зерен этого ряда достаточно значительны и могут свидетельствовать, на наш взгляд, в пользу правомерности выделения его в ранг если не рода, то по крайней мере подрода.

Сведений о наличии у представителей рода *Cyperus* шаровидных пыльцевых зерен в литературе не имеется, поэтому складывается представление о пыльце-

ТАБЛИЦА 2

Результаты сопоставления систематического подразделения рода *Cyperus* с палинологическими данными

Систематическое подразделение					Палинологическое подразделение	
По Kükental (1935)			По Шишкину (1935)		По данным автора	
Subgen.	**Pars**	**Sect.**	**подрод**	**ряд**	**тип**	**подтип**
Eucyperus	*Pycnostachys*	*Haspani* *Fusci*	*Pycnostachys*	*Haspani* *Fusci*	I Pycreus	fuscus
	Choristachys	*Compressi* *Iriae* *Distantes* *Esculenti* *Rotundi*	*Cyperus*	*Glabri*		glaber
				Longi	II Eleocharis	
					III тропический	

вых зернах видов рода *Cyperus* и большинства представителей сем. *Cyperaceae* как пирамидальных или яйцевидных. Однако палиноморфологическое изучение видов рода *Cyperus*, произрастающих в СССР, и некоторых тропических показало, что они разнотипны и могут иметь как шаровидные, так и пирамидальные пыльцевые зерна. Особому смешанному типу принадлежат тропические виды *C. alternifolius* и *C. papyrus*. Ранее было установлено, что шаровидные пыльцевые зерна имеются и у других родов, таких как *Dichostylis*, *Pycreus*, *Mariscus* (Тарасевич, 1983), а также *Torulinium* и *Kyllinga* (рис. 1, *7*).

Ниже приводится описание пыльцевых зерен типового материала.

Cyperus esculentus (тип рода)

(рис. 2, *17*, *21*, *25*)

П ы л ь ц е в ы е з е р н а пирамидальные, (5) 6-апертурные, 1-поровые и (4) 5-бороздовидные, полярная ось (26.0) 30.0—41.1, ширина 21.5—33.9 мкм; в очертании с полюса (4) 5-угольные, с экватора вытянуто-треугольные, полярная пора округлая, 10.9—14.0 мкм в диам., боковые апертуры бороздовидные, длинные, щелевидные или вытянуто-овальные, иногда расширенные на широком конце пыльцевого зерна, с четкими краями и закругленными концами, 10.0—15.4 (17.2) мкм дл., 2.8—8.8 (11.5) мкм шир., мембрана апертур равномерно разнобугорчатая. Экзина тонкая, 1.1 мкм; скульптура мелкобугорчатая, покров тонкий, стерженьки слабо заметные. Цвет зерен зеленоватый.

Пыльцевые зерна кавказских растений, ранее относимые к *C. aureus* Ten. (рис. 2, *25*), отличаются большими размерами и почти все несут признаки деформации; среди пыльцевых зерен растений из Болгарии 75 % деформированных.

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы: Сухуми, 1921, Ал. и Ан. Федоровы; Struma, Topolnica, Petric, 1931, Stojanoff.

Э к о л о г о - г е о г р а ф и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Возделывается как пищевое растение на юге Украины, а также на Кавказе и в Средней Азии.

Заключение

Сравнительно-морфологическое изучение особенностей пыльцевых зерен видов рода *Cyperus* показало, что он неоднотипен. По строению пыльцевых зерен он подразделяется на 3 типа с 2 подтипами. Основными признаками, имею-

щими таксономическое значение для подразделения рода на типы, являются форма пыльцевых зерен и характер расположения апертур, а на подтипы — число апертур, их очертание и характер мембран на апертурах.

Для типа I Pycreus характерны шаровидные пыльцевые зерна с беспорядочно рассеянными по поверхности апертурами. По числу апертур, их очертанию и характеру мембран на апертурах он подразделяется на два подтипа: fuscus и glaber.

Для типа II Eleocharis характерны пирамидальные пыльцевые зерна с одной полярной апертурой, а остальными, ориентированными вдоль полярной оси. Резкие различия в форме пыльцевых зерен выделенных типов и расположении апертур свидетельствуют, по-видимому, в пользу принадлежности ряда *Longi* к самостоятельному роду или подроду (*Chlorocyperus* s. str.).

Весьма своеобразным по морфологии пыльцы является III тропический, смешанный тип, для которого характерно присутствие пыльцевых зерен разной формы: пирамидальной и шаровидной. Этот тип установлен у тропических видов: *C. alternifolius* и *C. papyrus*.

Большое, часто достигающее 100 % содержание деформированных, полупустых и пустых пыльцевых зерен, по-видимому, свидетельствует в пользу гибридной природы исследованных видов.

ЛИТЕРАТУРА

Тарасевич В. Ф. Сем. *Cyperaceae* Juss. — В кн.: *Бобров А. Е.*, *Куприянова Л. А.*, *Литвинцева М. В.*, *Тарасевич В. Ф.* Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983, с. 90—111. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шишкин Б. К.* Род Сыть — *Cyperus* L. — В кн.: Флора СССР, т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 13—22. — *Bonnefille R.* Atlas des pollens d'Ephiope. Pollens actuels de la basse vallee de l'Omo recoltes botaniques 1968. — Adansonia, 1971, vol. 11, N 3, p. 463—518. — *Bonnefille R.*, *Riollet G.* Pollens des savanes d'Afrique orientale. Paris: Editions du Centre National de la Recherche Scientifique. 1980. 140 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Kükenthal G.* *Cyperaceae—Scirpoideae—Cypereae. Cyperus L.* — In: *Engler A.* Das Pflanzenreich, 1935—1936, Hf 101. 671 S. — *Maley J.* *Cyperaceae.* — In: Pollen et spores d'Afrique tropicale. Association des Palynologues de Langue Française. — Travaux et Documents de Geographie Tropicale, t. 16. Ceget, Talence, 1974, p. 112—113. — *Nair P. K. K.* Pollen grains of Western Himalayan plants. Asia monographs, India, 1965, vol. 1, N 5. 102 p. — *Rao A. N.*, *Ong E. F.* Pollen morphology of certain tropical plants. — J. Palynol., 1974, vol. 10, N 1, p. 1—35.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Поступило 20 XII 1983.

УДК 581.4 : 581,331.2 : 582.876

Бот. журн., т. 70, № 1

В. Н. Косенко

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *PUNICACEAE*

V. N. KOSENKO. PALYNOMORPHOLOGY OF THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *PUNICACEAE*

С помощью СМ и СЭМ показано различие между видами рода *Punica* по строению апертур пыльцевых зерен. Сделаны выводы о степени их эволюционного развития.

В настоящее время нет единого мнения в понимании таксономии сем. *Punicaceae*. Ряд авторов (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980; Hutchinson, 1973; Трифонова, 1981) понимают это семейство как монотипное, представленное родом *Punica* с двумя видами — *P. granatum* L. и *P. protopunica* Balf. f. Г. М. Левин (1980) на основе биологических, морфологических (Левин, 1976), анатомических (Анели, 1962; Шилкина, 1973; Левин, Соколова, 1979) и карио-

логических (Yasui, 1936; Поволочко, 1937; Прусс, 1938; Nath, Randhawa, 1959a) данных перевел вид *P. protopunica* в ранг рода *Sokotria* G. Levin.

Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Punica* изучена далеко не полно. В литературе приводится описание пыльцевых зерен только *P. granatum* (Erdtman, 1952; Гладкова, Самойлович, 1954; Nath, Randhawa, 1959b).

Задачей настоящей работы явилось сравнительно-палиноморфологическое исследование представителей сем. *Punicaceae* с целью получения дополнительных данных для выяснения филетических связей внутри данного семейства и решения вопросов его систематики. Работа выполнена по просьбе Г. М. Левина, который занимается биологоморфологическим изучением этой группы видов.

Материал и методика

Для изучения был использован гербарный материал коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Описание и измерение основных параметров пыльцевых зерен проводили с помощью светового микроскопа NF на препаратах, приготовленных по методу G. Erdtman (1943). Другую часть выделенных из цветков пыльников помещали в этиловый спирт, а затем переносили на специальный предметный столик. После напыления золотом препараты исследовали в электронном сканирующем микроскопе Jeol, JSM-35. Был изучен следующий материал: *P. granatum*. Северная Персия, Гилян, 1927, Е. Черняковская; АзССР, Астара, 1979, Е. Николаев, № 17; West Nepal, 1 IV 1929, V. Dhaman, N 196; Persia, prov. Chilan, 1902, Th. Alekxeenko, N 20; *P. protopunica*. Sokotra, Hammaderoh, 6 IV 1967, A. R. Smith, J. Lavranos, N 287; Sokotra, Qullansiya, 23 III 1967, A. R. Smith, J. Lavranos, N 180; Keregnigi, 1881, G. Schweinfurth, N 506.

Результаты и обсуждение

Punica granatum L.

(см. рисунок, *1—5* — вклейка)

Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, эллипсоидальные, полярная ось 21.7, экваториальный диаметр 18.5 мкм, борозды неглубокие, длиной 15.5, шириной 1.6 мкм, резко сужаются к полюсам, мембрана мелкобугорчатая, диаметр бугорков 0.4—0.3, ширина мезокольпиума 9.0, диаметр апокольпиума 6.0 мкм. Пора округлая, диаметром 1.6 мкм. Экзина толщиной 1.6 мкм, столбиковая. Скульптура неравномерно-бугорчатая. Бугорки размером от 1.0 до 0.2 мкм.

Punica protopunica Balf. f.

(см. рисунок, *6—8*)

Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, эллипсоидальные, полярная ось 21.7, экваториальный диаметр 14.0 мкм, борозды неглубокие, длиной 15.5 мкм, узкие (0.7 мкм), по всей длине одной ширины, концы борозд закругленные, мембрана борозд мелкобугорчатая, диаметр бугорков 0.4—0.3, ширина мезокольпиума 7.7, диаметр апокольпиума 7.7 мкм. Пора хорошо выражена, более крупная, чем у *P. granatum*, вытянута вдоль экватора, длиной до 2.0, шириной около 0.7 мкм, нередко имеет по краю утолщение в виде валика. Экзина толщиной 1.6 мкм, столбиковая. Скульптура неравномерно-бугорчатая. Бугорки размером от 1.0 до 0.2 мкм.

В результате проведенного исследования можно констатировать, что виды рода *Punica* отличаются друг от друга по признакам палиноморфологии. Основным различием является строение апертур. Пыльцевые зерна обоих видов имеют сложные бороздно-поровые апертуры. Однако форма и размеры отдельных элементов апертуры являются видоспецифичным признаком. У пыльцевых зерен *P. granatum* пора не превышает по размеру ширину борозды, в то время как у пыльцевых зерен *P. protopunica* пора, как правило, заходит за границы борозды. Кроме того, пыльцевые зерна изученных видов различаются по строе-

нию борозд, а именно у *P. protopunica* борозды узкие, одной ширины по всей длине, с закругленными концами, а у *P. granatum* борозды значительно сужаются к концам. В меньшей степени выражены различия между видами по форме пыльцевых зерен. Более сфероидальными являются пыльцевые зерна *P. granatum*, и несколько иное соотношение длины полярной оси и экваториального диаметра имеют пыльцевые зерна *P. protopunica*.

Более овальная форма пыльцевых зерен *P. granatum* может рассматриваться как наиболее продвинутый признак по сравнению с продолговато-эллипсоидальной формой пыльцевых зерен *P. protopunica*. По-видимому, наиболее специализированными являются пыльцевые зерна *P. protopunica*, характеризующиеся более сложным типом апертур, в отдельных случаях пора далеко заходит за края борозды и имеет четко очерченную зону выхода пыльцевой трубки (наличие валика). По таким палиноморфологическим признакам, как толщина и строение экзины, характер скульптуры, пыльцевые зерна видов рода *Punica* не различаются.

Таким образом, на основе палинологических данных можно предположить, что развитие двух видов рода *Punica* шло независимо друг от друга, в результате чего пыльцевые зерна *P. protopunica* приобрели черты специализации, отсутствующие у пыльцевых зерен *P. granatum*. Полученные нами выводы согласуются с результатами выполненных ранее биолого-морфологических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений (каулифолинарная проводящая система двудольных растений): Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с. — *Гладкова А. И., Самойлович С. Р.* Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений. — В кн.: Пустыни СССР и их освоение, т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 634—745. — *Левин Г. М.* Жизненные формы граната (*Punica granatum* L.) в Туркменистане. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1976, № 5, с. 33—35. — *Левин Г. М., Соколова Е. А.* Материалы к познанию *Punica protopunica* Balf. f. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 998—1005. — *Левин Г. М.* Материалы к познанию семейства *Punicaceae*. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 427—430. — *Поволочко П. А.* Морфология хромосом *Punica granatum* L. — ДАН СССР, 1937, т. 16, № 4, с. 229—231. — *Прусс А. Г.* Цитологическое изучение граната Средней Азии. — Сов. субтропики, 1938, № 3, с. 78. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Трифонова В. И.* Семейство гранатовые. — В кн.: Жизнь растений, т. 5 (2). М.: Просвещение, 1984, с. 210—211. — *Шилкина И. А.* К анатомии древесины рода *Punica* L. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1628—1630. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltham—Mass., 1943. 239 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms (An introduction to palynology), vol. 1. Stockholm, 1952. 553 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford, 1973. 968 p. — *Nath N., Randhawa G. S.* Studies on cytology of pomegranate (*Punica granatum* L.) — Ind. J. Horticult., 1959a, vol. 16, N 3, p. 210—215. — *Nath N., Randhawa G. S.* Studies on floral biology in the pomegranate (*Punica granatum* L.). II. Anthesis, dehiscense, pollen studies and receptivity of stigma. — Ind. J. Horticult., 1959b, vol. 16, N 3, p. 121—135. — *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Yasui K.* Genetics and chromosome number in *Punica*. — Japan J. Gen., 1936, vol. 12, N 6, p. 321—323.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1984.

УДК 561.26 Бот. журн., т. 70, № 1

Т. Ф. Козыренко, Н. П. Парамонова, С. О. Хондкариан

О ПЕРВОЙ НАХОДКЕ САРМАТСКОЙ ДИАТОМОВОЙ ФЛОРЫ В ЗАКАСПИИ

T. F. KOZYRENKO, N. P. PARAMONOVA, S. O. KHONDKARIAN.
ON THE NEW FINDING OF SARMATIAN DIATOMS IN THE TRANSCASPIAN AREA

Изучен состав диатомовых водорослей в сарматских породах двух разрезов на полуострове Мангышлак. В расчлененных по двустворчатым моллюскам отложениях раннего и среднего сармата установлечы различные по составу комплексы диатомей. Приведен список выявленных видов.

До последнего времени стратиграфическое расчленение сарматских отложений Закаспия и восстановление биономии сарматского бассейна в этом районе базировались преимущественно на анализе малакофауны. При проведении работ по теме 11[1] проекта № 25 Международной программы геологической корреляции Т. Ф. Козыренко впервые обнаружила и изучила сарматскую диатомовую флору в ряде образцов из обнажения № 99 (Южный Мангышлак, северо-западная окраина впадины Каунды) и скважины № 717[2] (Северный Мангышлак, п-ов Тюб-Караган, к югу от г. Форт-Шевченко). Разрезы эти были исследованы С. О. Хондкарианом и расчленены по двустворчатым моллюскам Н. П. Парамоновой (рис. 1).

На Мангышлаке широко развиты толщи нижне- и среднесарматского (или волынского и бессарабского) региоподъярусов и ограниченно (на крайнем западе) — верхнего (херсонского) региоподъяруса. По моллюскам, в основном по двустворчатым, нижний и средний сармат расчленяются каждый на нижние и верхние слои (Колесников, 1935; Ливеровская, 1960; Сидорова-Парамонова, 1960; Ильина, Уткин, 1963). Слои эти прослеживаются в Эвксино-Каспийской и отчасти Дакийской областях; ряд исследователей обозначают их едиными собственными названиями для всего этого региона (Коюмджиева, 1970; Парамонова, Белокрыс, 1972; Paramonova e. a., 1979). Панцири диатомовых водорослей обнаружены в нижних (кужорских) и верхних (збручских) слоях нижнего сармата и нижних (новомосковских) слоях среднего сармата. Систематический список диатомей приведен в таблице. Иллюстрации к некоторым обильным в образцах, редким и неидентифицированным до вида формам помещены на рис. 2 и 3 (см. вклейки).

Два комплекса диатомей хорошей сохранности установлены в кужорских слоях обн. 99 в мергелях с прослоями глин мощностью около 6 м и моллюсками Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum (Hilb.), Mactra eichwaldi eichwaldi Lask. и др. (мелководные фации по: Колесников, 1935).

Первый комплекс встречен в 0.7 м от подошвы слоя 9. В осадках, насыщенных флорой, преобладает одна жизненная форма диатомей — одиночные подвижные донные виды (Макарова, 1974). Обильны виды рода *Diploneis* — *D. smithii* var. *smithii*, *D. bombus*, *D. elliptica*, *D. didyma* var. *élesdiana*. С меньшей численностью или преимущественно в обломках присутствуют *D. fusca*, *D. vacillans*, *Scoliopleura tumida* и *Campylodiscus limbatus*. Остальные бентосные диатомеи встречены единично и редкими экземплярами. Из планктонных видов здесь присутствуют лишь изредка споры *Chaetoceros*. По наблюдениям А. И. Прошкиной-Лавренко (1963), *Diploneis smithii* и *D. bombus*, обитающие в сублиторали Черного моря, принадлежат к тенелюбивым видам, населяют грунты на глубине 10—30 и обычны на глубинах 20—25 м. По данным Н. И. Караевой (1972), в Каспийском море указанные виды также развиваются до глубины 25—35 м. Принимая во внимание специфику местообитания этих видов в Черном и Каспийском морях, можно предполагать, что обильная, но качественно одно-

[1] Корреляция послебаденских и допонтических отложений Эвксино-Каспийского, Дакийского и Паннонского бассейнов.

[2] Скважина была пробурена при проведении геологической съемки 11-й экспедицией Всесоюзного аэрогеологического треста (материалы А. И. Шарапова и др.), описание скважины и отбор образцов выполнены А. И. Мухиной.

Систематический список диатомей в сарматских отложениях скважины 717 и обнажения 99

Вид	Экология	Скв. 717	Обн. 99			
			слой			
		глубина, м	9		24	
			расстояние от подошвы слоя, м			
		161.5	0.7	3.4	7.3—8.3	15.5
Paralia sulcata (Ehr.) Kütz.	м, с	—	+	—	—	—
**Podosira baldjikiana* Grun.	с	+	—	+	—	—
Thalassiosira sp.	—	+	—	—	4	—
**Coscinodiscus doljensis* Pant.	м, с	—	—	—	4	3
**Pontodiscus gorbunovii* (Sheshuk.) Moiss. et Sheshuk.	п	—	—	—	+	—
Actinoptychus undulatus (Bail.) Ralfs	м, с	+	—	—	—	—
Asteromphalus robustus Castr.	м	+	—	—	—	—
**Actinocyclus bremianus* Pant.	—	—	—	+	—	—
A. ehrenbergii Ralfs	м, с	+	—	+	—	—
**Actinocyclus* (?) *podolicus* (Miss.) Kozyr.	с	—	—	—	5	3
Rhizosolenia styliformis Bright.	м	—	—	—	6	—
Rh. hebetata f. *semispina* (Hensen) Gran	м	—	—	—	3	—
Rhizosolenia sp.$_1$ (обломки)	—	—	—	—	6	—
Rhizosolenia sp.$_2$ (обломки)	—	—	—	—	4	—
Chaetoceros sp. sp. (споры)	м, с	+	+	+	—	—
Anaulus minutus Grun.	м	—	+	+	—	—
**Grammatophora hungarica* Pant.	м, с	+	—	+	—	—
**G. insignis* var. *doljensis* Grun.	с	—	—	+	—	—
G. marina (Lyngb.) Kütz.	м, с	3	—	3	3	3
G. oceanica (Ehr.) Grun.	м, с					
**G. spinosa* Pr.-Lavr.	с	+	—	—	—	—
Climacosphenia moniligera Ehr.	м	+	—	—	—	—
**Fragilaria bituminosa* Pant.	—	—	—	+	—	+
Synedra tabulata (Ag.) Kütz.	с	—	—	—	+	—
Cocconeis distans Greg.	м	—	—	+	—	—
C. scutellum var. *parva* Grun.	м, с	—	—	+	—	+
**C. scutellum* var. *pulchra* Missuna	м, с	—	—	—	—	+
C. scutellum Ehr. var. *scutellum*	м, с	+	—	+	+	+
**Achnanthes* aff. *baldjikii* var. *podolica* Missuna	с	+	—	—	—	+
A. fimbriata (Grun.) Ross	с	+	+	+	—	—
A. öestrupii (A. Cl.) Hust.	п	—	+	+	+	—
Mastogloia baldjikiana Grun.	м	+	—	+	3	—
Diploneis bombus Ehr.	м	—	5	3	+	—
D. chersonensis (Grun.) Cl.	м	+	—	—	—	+

Вид	Экология	Скв. 717	Обн. 99			
			слой			
		глубина, м	9		24	
			расстояние от подошвы слоя, м			
		161.5	0.7	3.4	7.3—8.3	15.5
**Diploneis didyma* var. *élesdiana* (Pant.) Hajós	—	+	4	+	3	3
D. elliptica (Kütz.) Cl.	п	3	5	+	3	+
D. fusca (Greg.) Cl.	м	+	3	+	3	+
**D. sejuncta* var. *baldjikiana* A. S.	—	+	—	—	—	—
D. smithii var. *pumila* (Grun.) Hust.	м, с	3	+	—	—	+
D. smithii (Bréb.) Cl. var. *smithii*	м, с	5	5	+	+	5
D. vacillans (A. S.) Cl.	м	—	3	+	—	—
**D. vetula* (A. S.) Cl.	с	+	—	+	—	—
**Frustulia mártonfii* (Pant.) Hajós	с	5	—	+	—	3
Navicula abrupta Greg.	м	—	+	+	3	3
N. digitoradiata (Greg.) A. C.	м, с	+	—	+	+	—
N. directa W. Sm.	м, с	3	—	+	+	+
N. forcipata var. *densestriata* A. S.	м, с	—	—	—	3	+
N. forcipata Grev. var. *forcipata*	м	—	—	+	—	3
**N. hemilyrata* Missuna	с	5	—	+	3	3
N. hennedyi W. Sm.	м, с	—	—	+	—	—
N. latissima Greg.	м	+	—	+	—	—
N. lyra Ehr.	м	+	—	+	—	3
N. palpebralis Bréb. var. *palpebralis*	м	+	—	—	—	—
Navicula palpebralis var. *semiplena* (Greg.) Cl.	м	—	—	+	4	3
N. praetexta Ehr.	м	+	+	+	—	—
N. seductilis A. S.	с	+	—	—	—	—
N. scopulorum Bréb.	м, с	—	—	+	—	—
**N. turgidula* Pant.	с	+	—	—	—	—
Oestrupia musca (Greg.) Hust.	м	—	—	—	+	+
Dictyoneis mastogloidea Pant.	м	+	—	+	—	—
Scoliopleura tumida (Bréb.) Rabh.	м, с	5	3	3	—	+
Caloneis formosa (Greg.) Cl.	м, с	+	—	—	—	—
C. liber var. *bicuneata* Grun.	м, с	5	+	5	3	5
C. liber W. Sm. var. *liber*	м	—				
C. liber W. Sm. var. (?)	—	+	+	4	+	3
C. sectilis var. *boryana* (Pant.) Cl.	м	—	—	4	—	—
C. sectilis (A. S.) Cl. var. *sectilis*	м	+	—	—	—	—
Gyrosigma sp. (обломки)	—	4	—	—	3	+

Вид	Экология	Скв. 717	Обн. 99			
		глубина, м	слой			
			9		24	
			расстояние от подошвы слоя, м			
		161.5	0.7	3.4	7.3—8.3	15.5
Pleurosigma sp. (обломки)	—	—	—	+	+	—
Amphora crassa Greg.	м	+	+	+	—	—
A. exigua Greg.	м, с	—	+	—	—	—
**A. intersecta* A. S.	м, с	+	—	+	—	—
A. aff. *mexicana* A. S.	—	—	—	+	+	+
Amphora ovalis var. *pediculus* Kütz.	п	3	+	—	4	3
A. proteus var. *oculata* Perag.	м	—	—	+	—	—
A. proteus Greg. var. *proteus*	м	—	—	+	—	—
Amphora sp.	—	—	—	+	+	+
**Cymbella szonthagii* Pant.	м, с	3	—	—	4	+
Rhopalodia gibberula (Ehr.) O. Müll.	п	3	—	+	—	—
Nitzschia amphibia Grun.	п	—	—	+	—	—
N. distans Greg.	м	—	—	—	+	+
N. granulata Grun.	м	—	—	—	3	5
N. marginulata Grun.	м	+	—	—	3	3
N. punctata (W. Sm.) Grun.	с	+	—	—	+	3
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	с	3	+	+	+	+
Surirella baldjickii Norm.	м	+	—	+	—	—
**S. baldjickii* var. *podolica* Missuna	м, с	—	—	—	+	—
**S. biharensis* Pant.	м, с	+	—	—	—	—
S. fastuosa var. *cuneata* Witt	м, с	3	+	4	—	—
S. fastuosa Ehr. var. *fastuosa*	м, с	+	—	—	—	—
S. striatula Turp.	с	3	—	—	—	—
Campylodiscus aff. *eximius* Greg.	—	—	—	—	+	—
**C. kützingii* Bail.	—	+	—	4	—	—
**Campylodiscus limbatus* var. *astralis* Eulenst.	м, с	3	—	5	—	+
C. limbatus Bréb. var. *limbatus*	с	+	3		—	3
**C. thuretii* var. *baldjikiana* Grun.	м, с	—	—	—	+	3
C. thuretii Bréb. var. *thuretii*	м	—	—	—	—	+
Campylodiscus sp.	—	+	—	—	—	—

Примечание. м — морской вид, с — солоноватоводный, м, с — морской и солоноватоводный, п — пресноводный; звездочкой отмечены вымершие виды; + — присутствие в образце с оценкой обилия «единично» или «редко»; 3—6 — оценки обилия: 3 — «нередко», 4 — «часто», 5 — «очень часто», 6 — «в массе». В таблице приведены образцы, содержащие флору хорошей сохранности.

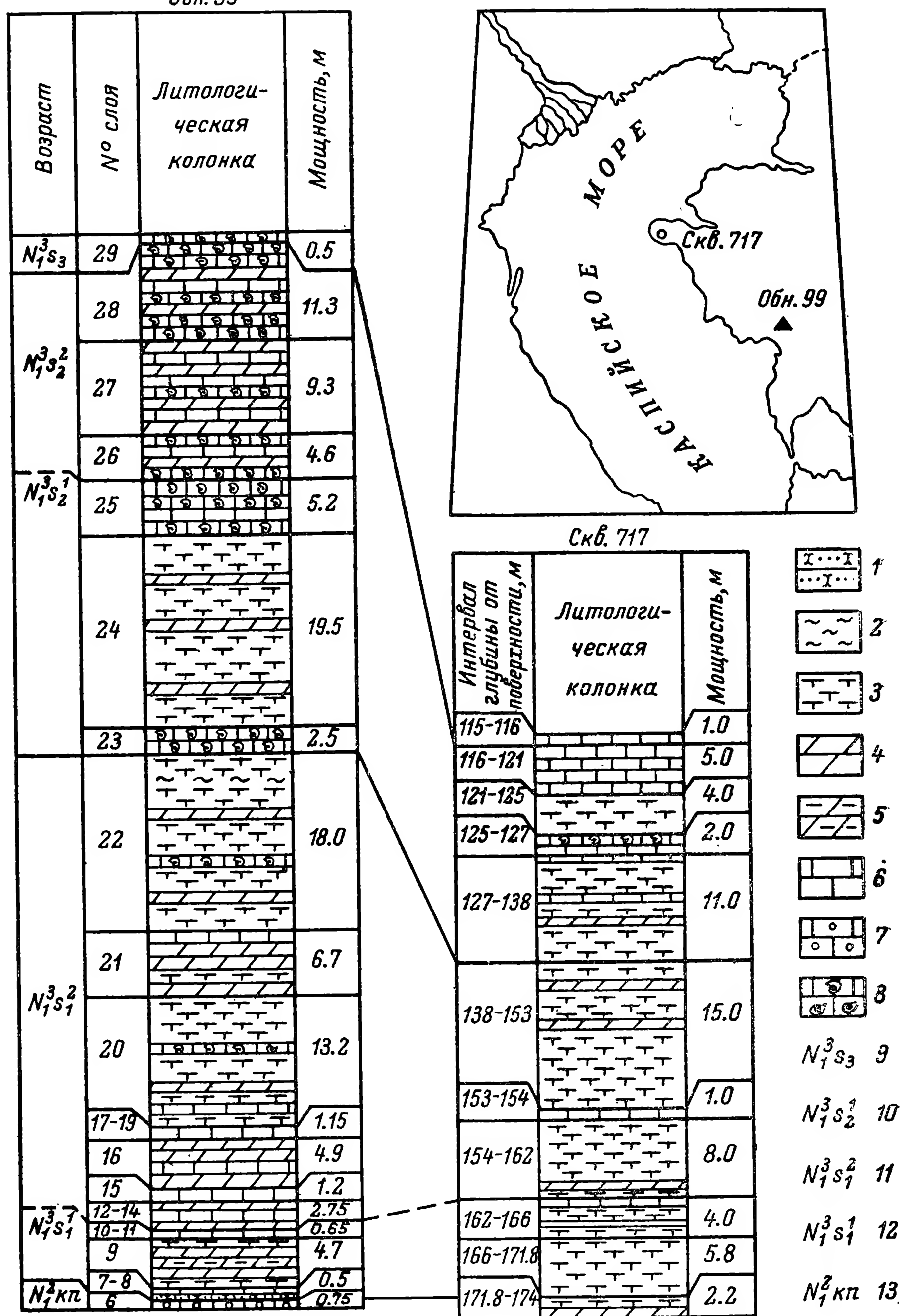


Рис. 1. Схема расположения изученных разрезов и их литолого-стратиграфические колонки.

1 — песчаники; *2* — алевриты; *3* — глины карбонатные; *4* — мергели; *5* — мергели глинистые; *6* — известняки, *7* — известняки оолитовые, *8* — детритовые; отложения: *9* — верхнесарматские, *10* — среднесарматские; нижнесарматские: *11* — збручские, *12* — кужорские, *13* — конкские.

образная флора, представленная преимущественно видами *Diploneis*, формировалась в пределах указанных выше глубин.

Второй комплекс, более разнообразный в видовом отношении, обнаружен в 3.4 м от подошвы слоя 9. В состав его входят и виды предыдущего комплекса, но флора значительно обогащается главным образом за счет обрастателей (роды *Grammatophora*, *Cocconies*) и видов, живущих свободно среди обрастаний (некоторые виды родов *Caloneis* и *Navicula*). Доминируют бентосные *Caloneis liber*

с разновидностями, *C. sectilis* var. *boryana*, *Campylodiscus limbatus*, *C. kützingii*, *Surirella fastuosa* var. *cuneata*; планктонные диатомеи единичны. Наряду с тенелюбивыми диатомеями, численность которых заметно сокращается, этот комплекс слагают и более светолюбивые виды; одни из них достигают максимального развития в верхней зоне сублиторали Черного моря на глубине от 0 до 10 м — *Grammatophora oceanica*, другие поселяются главным образом в средней зоне на глубине 10—20 м — *Cocconeis distans*, *Amphora proteus* var. *oculata*. Присутствуют и сравнительно индифферентные к интенсивности освещения виды, обычные на различных субстратах сублиторали от 0 до 20 м, — разновидности *Cocconeis scutellum* Ehr., *Grammatophora marina*. Существенное увеличение числа видов и жизненных форм диатомей свидетельствует прежде всего о возросшем разнообразии пригодных к заселению местообитаний и позволяет предполагать, что флора развивалась в условиях лучшей освещенности. Это могло быть следствием незначительного падения глубины в области формирования осадков или результатом увеличения прозрачности воды при сохранении прежних глубин.

В нижней части збручских слоев обн. 99, состоящих из переслаивающихся пачек мергелей и известняков (мощность до 10 м) с Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum obsoletum (Eichw.), Mactra eichwaldi eichwaldi и др. (мелководные фации), встречена флора плохой сохранности. В 0.4 м от подошвы слоя 15 и в 1.1 м от подошвы слоя 16 створки диатомей найдены преимущественно в обломках. Наиболее часты обломки крупных створок *Caloneis liber* и его разновидностей, *Diploneis smithii*, *Nitzschia sigma*, *Navicula praetexta*, фрагменты и единичные целые створки *Grammatophora marina*, *Cocconeis scutellum*, *Amphora ovalis* var. *pediculus*. Насколько можно судить по неполным остаткам, состав флоры близок ко второму комплексу.

Полнее представлены диатомовые в верхней части збручских слоев того же обнажения, которая сложена глинами с прослоями мергелей (мощность около 40 м) с Cerastoderma (Inaequicostata) subfittoni nigrum (Zhizh.), C. (Obsoletiforma) obsoletum obsoletum и др. (переходные фации). Здесь, в 3.0 м от подошвы слоя 21, в большом количестве встречены створки *Diploneis smithii*, крупные обломки *Caloneis liber* и *Campylodiscus limbatus*, разнообразны, хотя и не имеют высокой численности, роды *Navicula*, *Nitzchia* и др. По видовому составу флора вполне идентична второму комплексу, но менее обильна и сохранность панцирей худшая.

Диатомеи обнаружены также в збручских слоях скв. 717 в интервале 161—157 м в глинах, содержащих Ervilia pusilla andrussovi Koles., Cerastoderma (Inaequicostata) subfittoni nigrum и др. (переходные фации). Флора хорошей сохранности отмечена лишь на глубине 161.5 м. Господствуют морские и солоноватоводные сублиторальные диатомеи, среди которых разнообразны и многочисленны донные виды, много обрастателей и видов, живущих среди обрастаний. Доминируют *Navicula hemilyrata*, *Frustulia mártonfii*, *Caloneis liber* var. *bicuneata*, *Diploneis smithii*. В целом флора близка ко второму раннесарматскому комплексу обн. 99, но в ней отсутствует такой характерный элемент, как *Anaulus minutus*. С другой стороны, по высокой численности *Navicula hemilyrata* и наличию *Achnanthes* aff. *baldjikii* var. *podolica* эта флора тяготеет к среднесарматской.

В новомосковских слоях среднего сармата обн. 99 (мощность около 26 м) диатомовые встречены в толще глин с прослоями мергелей и известняков с Cerastoderma (Inaequicostata) pium pium (Zhizh.) и Mastra sp. (переходные фации). Среднесарматская флора из слоя 24 в систематическом отношении имеет много общего с флорой нижележащих слоев, но отличается соотношением экологических группировок — доминирующий комплекс здесь включает планктонные формы (исключение составляет образец в 15 м от подошвы слоя). Преобладают виды родов *Rhizosolenia*, *Thalassiosira*; к планктонным формам, по-видимому, принадлежат также *Coscinodiscus doljensis*, *Pontodiscus gorbunovii*, *Actinocyclus* (?) *podolicus*. Судя по количеству сохранившихся в осадках створок, фитопланктону была свойственна высокая продуктивность. Группа бентосных диатомей качественно очень разнообразна, но максимальных оценок обилия в данном комплексе они не достигают.

Количественный и качественный состав флоры в образцах слоя 24 не остается постоянным. В 3.6 м от подошвы слоя обнаружены лишь немногочисленные обломки панцирей; в 4.5 м от подошвы присутствует характерная для данного слоя, но скудная флора. В образцах, взятых в 7.3 и в 8.3 м от подошвы, встречена обильная флора одинакового состава; здесь наблюдается максимальное видовое разнообразие диатомей для всего исследованного разреза в целом. В верхнем образце (в 15 м от подошвы) из состава, характерного для слоя 24 комплекса, полностью исчезают планктонные *Rhizosolenia*, доминирующими вновь становятся бентосные *Caloneis liber* с разновидностями, *Nitzschia granulata*, *Diploneis smithii*.

В вышележащих известняках (мощность около 25 м) днепропетровско-васильевских слоев среднего сармата с Cerastoderma(Plicatiforma) fittoni fittoni (Orb.), Mastra fabreana Orb. и др. (мелководные фации) диатомовые отсутствуют (слои 26, 27, 28).

Среднесарматские диатомеи встречены также в образцах из скв. 717, где отложения соответствующего возраста представлены толщей известковых глин с прослоями мергелей (мощность порядка 18 м) с Cerastoderma (Obsoletiforma) inflatum inflatum (Sinz.), Mactra vitaliana Orb. и другими моллюсками. Нижняя граница среднего сармата здесь нечеткая, стратиграфическое расчленение его на слои затруднительно. В образцах с глубины 135.5 и 134.5 м отмечено большое число сильно разрушенных панцирей диатомей. По своему составу этот комплекс сходен с збручским комплексом из той же скважины, но численное соотношение отдельных видов здесь иное — преобладают обломки панцирей *Scoliopleura tumida* и видов рода *Caloneis*. В расположенных выше образцах обнаружены единичные обломки морских и солоноватоводных видов.

Сопоставление изученной флоры с известными по публикациям (Макарова, Козыренко, 1966; Водопьян, 1977, 1978; Куличенко, Ольштынская, 1980; Козыренко, 1982) и коллекционным материалам морскими и солоноватоводными миоценовыми комплексами диатомей Черноморско-Каспийской области Советского Союза подтверждает ее сарматский возраст — из 98 видов и разновидностей, найденных в исследованных разрезах, 82 были встречены в сарматских отложениях и прежде, из них 17 принадлежат к вымершим сарматским видам. Наибольшее число общих видов отмечается с комплексами среднего (63%) и раннего (60%) сармата. Довольно высок процент общих видов и с флорой позднего сармата (39%), но подавляющее большинство их распространено по всему сармату, виды же, специфические для позднего сармата, отсутствуют. Таким образом, ранне-среднесарматский возраст всей изученной флоры в целом не вызывает сомнений. Более сложен вопрос о возрасте отдельных комплексов.

Осадочные породы слоев 9—21 обн. 99 по моллюскам датируются ранним сарматом. Раннесарматские диатомеи известны лишь в западных областях нашей страны — в Молдавии (Гапонов, 1924; Козыренко, 1982) и западных районах Украины (Гапонов, 1915; Пшеничная, 1955; Водопьян, 1978). Большая географическая удаленность ранее изученных флор от флоры Мангышлака затрудняет их сопоставление. Однако следует отметить, что в составе мангышлакской флоры указанного интервала и раннесарматских комплексов юго-западных областей много общих элементов (90%). Особого внимания заслуживают *Anaulus minutus* и *Dictyoneis mastogloidea*, распространение которых в сарматских отложениях юга европейской части СССР ограничено нижним сарматом. Редкий тепловодный вид *Anaulus minutus*, по-видимому, довольно постоянен в осадочных породах нижнего сармата; он отмечен в Хмельницкой обл., Закарпатье, у сел. Бурсук и Наславча Молдавской ССР. По неопубликованным материалам Д. Темнисковой-Топаловой, этот вид найден в нижнесарматских отложениях близ г. Балчик в Болгарии; M. Hajós и Z. Řeháková (1974) установили его присутствие в нижней части сармата Венгрии и в сармате Чехословакии. Вымерший *Dictyoneis mastogloidea* также встречен в ряде местонахождений раннесарматской флоры (Хмельницкая обл., села Наславча и Бурсук, г. Балчик), но всюду единичен. Хотя по видовому составу диатомей мангышлакскую флору нельзя считать вполне тождественной раннесарматским комплексам юго-западных областей Восточного Паратетиса, указанные выше данные позволяют согла-

ситься с установленным по моллюскам раннесарматским возрастом вмещающих ее пород.

Диатомовая флора слоя 24 обн. 99, охарактеризованного среднесарматской фауной, сохраняет большое родовое и видовое сходство с флорой нижележащих слоев, особенно со вторым раннесарматским комплексом. Наиболее существенные возрастные отличия можно видеть в исчезновении в образцах этого слоя *Anaulus minutus* и появлении *Actinocyclus* (?) *podolicus*, который широко распространен в осадочных породах среднего сармата древнего Черноморско-Каспийского бассейна. Он обилен в нижней части среднего сармата Молдавии (села Фырладены, Вережаны, Молокиш) и новомосковских слоях Запорожской обл., присутствует в нижней части алмашской свиты Закарпатья (Водопьян, 1977). Этот вымерший вид известен и в ряде других местонахождений, для которых принадлежность среднесарматских образцов к определенному слою или горизонту не указаны — Апшеронский п-ов, Краснодарский край, восточный Крым. D. Temniskova-Topalova (1982) приводит *Actinocyclus* (?) *podolicus* в составе среднесарматского комплекса северо-восточной Болгарии. Обилие панцирей *Actinocyclus* (?) *podolicus* в образцах слоя 24 подтверждает его среднесарматский возраст.

В сармате зарубежной части Западного Паратетиса *Actinocyclus* (?) *podolicus* не отмечается. J. Pantocsek (1903—1905) из миоценовых отложений Élesd описал *Stephanodiscus kanitzii* Pant., позднее найденный M. Hajós (1968) в составе тортонского комплекса Венгрии. Судя по приведенным в работе Hajós диагнозу и микрофотографиям *S. kanitzii* и его разновидностей, *Actinocyclus* (?) *podolicus* близок, а возможно, и идентичен ему.

Сарматские отложения Мангышлака образовались в западной части Устюртского залива (Колесников, 1935) на северо-восточной окраине сарматского бассейна. Литологический состав пород и содержащийся в них комплекс моллюсков указывают на то, что в самом начале раннего сармата в исследованном районе залив был мелководным. Со временем он несколько углубился, но в течение всего кужорского времени известковисто-глинистые илы осаждались на глубинах не более 30—60 м (мелководная зона по: Колесников, 1935). Збручское время характеризуется усилением темпов прогибания и возникновением сравнительно более глубоководных условий, что привело к накоплению довольно мощной толщи илов (по Колесникову, это переходная зона с глубинами не менее 60 и не более 210 м). Приблизительно на тех же глубинах продолжалось осаждение илов и в первой половине среднего сармата в новомосковское время, в начале которого Устюртский залив значительно расширился. Во второй половине среднего сармата (в днепропетровско-васильевское время) произошло резкое сокращение залива в Закаспии; в пределах той части Мангышлака, где он еще сохранился, господствовали мелководные условия, при которых происходило преимущественное накопление известковых илов и ракушечников. В позднем сармате Устюртский залив сократился и обмелел еще больше, в нем отлагались в основном ракушечники.

Обедненность родового состава двустворчатых моллюсков (представленных только эвригалинными родами) по сравнению с таковым нормально соленых миоценовых морей Западной Европы свидетельствует об опреснении сарматского бассейна; со временем степень обеднения усиливалась, особенно велика была она в позднем сармате (Ильина и др., 1976). Соленость раннесарматского водоема определяется от 14 до 20, среднесарматского — от 10 до 15, позднесарматского — от 4 до 12 p. p. m. В раннем и среднем сармате наиболее осолоненными были западные участки бассейна (Дакийский и Галицийский заливы), в то время как Устюртский залив, по-видимому, был наиболее опресненным (Сидорова-Парамонова, 1960). Проведенный анализ диатомовой флоры также дает основания считать, что Устюртский залив характеризовался пониженной соленостью (обилие эвригалинных видов, присутствие олигогалобов).

Изменения в экологическом составе диатомей по разрезу позволяют судить о некоторых колебаниях глубины Устюртского залива в данном регионе. Так, если в первой половине раннего сармата в районе впадины Каунды она не превышала 20—30 м (образцы из слоя 9 обн. 99), то в первой половине среднего сармата глубина бассейна возросла. В это время здесь отмечается высокая чис-

ленность планктонных диатомей (образцы в 7.3 и 8.3 м над подошвой слоя 24), связанная, по-видимому, с трансгрессией первой половины среднего сармата. В конце этого времени количество планктонных видов резко сократилось (образец в 15 м от подошвы слоя 24), что свидетельствует о значительном обмелении залива.

Таким образом, впервые изученная диатомовая флора из нижне- и средне-сарматских отложений Мангышлака представляет большой интерес как для характеристики сарматской флоры в целом, так и для выяснения биономических условий в конкретных участках Устюртского залива сарматского бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьян Н. С. Диатомовые водоросли из сарматских отложений Закарпатья. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 914—919. — *Водопьян Н. С.* Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) нижнесарматских отложений Закарпатья. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 4, с. 396—400. — *Гапонов Е. А.* Ископаемые диатомовые водоросли из нижнесарматских слоев Подолии. — Ежегодн. по геол. и минерал. России, 1915, т. 17, с. 18—42. — *Гапонов Е. А.* Об исследовании диатомосодержащей породы из села Липканы. Журн. науч.-исслед. кафедр в Одессе, 1924, т. 1, № 10—11, с. 117—119. — *Ильина Л. Б., Невесская Л. А., Парамонова Н. П.* Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии (поздний миоцен — ранний плиоцен). — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1976, т. 155, с. 1—288. — *Ильина А. П., Уткин В. С.* Неогеновые отложения Мангышлака. — В кн.: Тр. ВНИГРИ, 1963, вып. 218, с. 415—424. — *Караева Н. И.* Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку: ЭЛМ, 1972. 258 с. — *Козыренко Т. Ф.* О диатомовой флоре из нижнесарматских отложений у с. Бурсук. — Вестн. ЛГУ, 1982, № 9, с. 30—41. — *Колесников В. П.* Сарматские моллюски. — Палеонтология СССР, т. 10, ч. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 507 с. — *Коюмджиева Е.* О наименовании нижнего горизонта нижнего сармата. — В кн.: Бугловские слои миоцена. Киев: Наук. думка, 1970, с. 223—228. — *Куличенко В. Г., Ольштынская А. П.* Микрофлористическая характеристика верхнемиоценовых отложений юга Украины. — Геол. журн., 1980, № 6, с. 136—140. — *Ливеровская Е. В.* Третичные отложения Мангышлака. — В кн.: Тр. ВНИГРИ, 1960, вып. 151, с. 1—141. — *Макарова И. В.* О жизненных формах у морских диатомовых водорослей. — Нов. сист. низш. раст., 1974, т. 11, с. 3—19. — *Макарова И. В., Козыренко Т. Ф.* Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР и их значение для стратиграфии. М.; Л.: Наука, 1966. 69 с. — *Парамонова Н. П., Белокрыс Л. С.* Об объеме сарматского яруса. — Бюл. МОИП, отд. геол., 1972, т. 47, вып. 3, с. 35—47. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 243 с. — *Пшеничная Л. А.* О диатомеях нижнесарматских отложений окрестностей г. Шумска. — Бюл. науч. студ. конф., 1955, вып. 2. Львов, с. 56—58. — *Сидорова-Парамонова Н. П.* Сарматские мактры Мангышлака и Устюрта, их систематическое положение, филогения и стратиграфическое значение: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1960. 21 с. — *Hajós M.* Die Diatomeen der miozänen Ablagerungen des Mátravorlandes. — Geol. Hungr. Ser. paleontol., Fasc. 37. Budapest, 1968. 401 S. — *Hajós M., Řeháková Z.* Fossile Diatomeen des Sarmats s. str. aus der Tschechoslowakei und Ungarn. — In: Chronostr. und Neostratotypen. Miozän. M_5. (Sarmatien). Bratislava, 1974, S. 546—597. — *Pantocsek J.* Beiträge zur Kenntniss der fossilen Bacillarien Ungarns. T. 1, 76 S. T. 2, 122 S. T. 3, 188 S. Berlin. 1903—1905. — *Paramonova N. P., Ananova E. N., Andreeva-Grigorovic A. S.* e. a. Paleontological characteristics of the Sarmatian s. l. and Maeotian of the Ponto-Caspian area and possibilities of correlation to Sarmatian s. str. and Pannonian of the Central Paratethys. — An. Géol. Pays Hellen. Tome hors serie. Fasc. 2. 1979, p. 961—971. — *Temniskova-Topalova D.* Sarmatian diatoms from the western parts of the Eastern Paratethys, Baltchik, North-Eastern Bulgaria. — Acta Geolog. Acad. Sci. Hungaricae, 1982, vol. 25 (1—2), p. 65—84.

Ленинградский
государственный университет,
Палеонтологический институт АН СССР,
Москва,
Всесоюзный аэрогеологический трест,
Москва.

Поступило 18 X 1983.

УДК (581.4+582) : 582.26 [Бот. журн., т. 70, № 1

И. В. Макарова

О МОРФОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ ДВУХ ВИДОВ РОДА *COSCINODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA. ON THE MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF TWO SPECIES OF THE GENUS *COSCINODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Обсуждаются тонкая структура створок двух видов рода *Coscinodiscus* из Каспийского моря и ее значение для таксономии.

При изучении фитопланктона Каспийского моря было установлено, что среди видов рода *Coscinodiscus* Ehr. наиболее распространенными оказались *C. jonesianus* и *C. perforatus* (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). В свое время изучение каспийского материала с помощью светового микроскопа (СМ) вызвало ряд таксономических трудностей, особенно в отношении *C. perforatus*, разновидности которого по морфологическим и экологическим признакам трудно различимы. Эти затруднения связаны с чрезвычайной морфологической изменчивостью, характерной для структуры створок внутривидовых таксонов этих видов. В литературе имеются микрофотографии рассматриваемых видов, полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), но ничего не говорится об изменчивости структуры их створок (Fryxell, Hasle, 1973; Gerloff, Helmcke, 1974; Takano, 1980, 1981).

Проведенные мною повторные исследования каспийских проб с использованием СЭМ позволили уточнить многие детали структуры створок, но не выявили специфических особенностей, свойственных тому или иному внутривидовому таксону. Изучение и микрофотографирование проводили на СЭМ японской фирмы «JEOL» JSM 35C при непосредственном участии Л. А. Карцевой, за что автор выражает ей свою благодарность.

Ниже приводим расширенное описание двух изученных видов с учетом современной терминологии для структуры панциря диатомовых водорослей («Предложения. . .», 1977; Ross e. a., 1979).

Coscinodiscus perforatus Ehr.

(рис. 1, *1—14* — см. вклейку)

Ehrenberg, 1844, Ber. Berl. Akad., p. 78 et 1854, Microgeol., tab. 18, 46. — *Coscinodiscus perforatus* var. *cellulosus* Grunow, 1884, Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, Math.-Naturw. Kl., 48, p. 75. — *C. perforatus* var. *pavillardii* (Forti) Hustedt, 1928, Kieselalg., Bd 1, p. 447, fig. 247. — *C. pavillardii* Forti, 1922, R. Comit Talassograf. Ital., Mem. 97, p. 124, tab. 8, 143.

Клетки низкоцилиндрические. Створки плоские, 60—135 мкм (рис. 1, *1—3*). Структура из ареол, расположенных в радиальных рядах и вторичных спиральных, близ центра 3.5—4 в 10 мкм, у края 5—6 ареол в 10 мкм. В центре створки розетка из круглых ареол или гиалиновое поле, ограниченное неравномерно расположенными ареолами, по направлению к краю створки вклиниваются укороченные радиальные ряды, некоторые из них примерно на $^1/_2$ радиуса створки заканчиваются маленьким двугубым выростом (по данным СМ названными недоразвитыми ареолами) (рис. 1, *2—5*, *9*, *10*), на наружной поверхности створки — небольшое отверстие (рис. 1, *5*, *9*), а на внутренней — щель, немного выступающая над поверхностью (рис. 1, *10*). Ареолы локулярные с крупной многоугольной локулой (рис. 1, *5—7*), имеющей утолщенные стенки у наружной поверхности (рис. 1, *6*, *7*) и круглое отверстие (форамен), окруженное кольцевидным валиком на внутренней поверхности створки (рис. 1, *6*, *10*), а на наружной — круглой формы крибрум, состоящий из мелких пор, образующих концентрические круги, 6—7 в 1 мкм (рис. 1, *8*, *9*). На загибе форма крибрума приобретает вытянутую форму (рис. 1, *8*). Ближе к краю загиба — кольцо очень маленьких (не видимых в СМ) двугубых выростов, 2 в 10 мкм, которые на

наружной поверхности створки имеют маленькое круглое отверстие, находящееся в небольшом углублении и окруженное сеткой из пор (рис. 1, *8*), а на внутренней поверхности они представляют собой небольшую уплощенную трубку со щелью, ориентированной тангенциально (рис. 1, *11*, *13*, *14*). Двугубые выросты располагаются почти перпендикулярно к поверхности загиба, расстояние между ними — 3—5 ареол. В одном кольце с мелкими двугубыми выростами находятся два крупных двугубых выроста (по данным СМ называемых отростками), расположенных асимметрично, которые на наружной поверхности створки имеют эллипсоидное отверстие, находящееся в заметном углублении, пронизанном мелкими порами (рис. 1, *12*, *13*), а на внутренней поверхности они представлены удлиненной слегка сплющенной трубкой, заканчивающейся щелью (рис. 1, *12—14*). Загиб створки очень низкий, со структурой из ареол, образующих на наружной поверхности сплошную сетку из крибрума (рис. 1, *8*, *12*), а на внутренней имеющих небольшие круглые отверстия (форамены), 8 ареол в 10 мкм.

П р и м е ч а н и е. Как уже отмечалось (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968), каспийские экземпляры трех разновидностей этого вида слабо различаются морфологически. Диагностические их признаки нечеткие, изменчивые и связаны рядом переходных форм. Обитают они часто вместе. Изучение тонких деталей структуры также не выявило различий между ними, что дает возможность объединить их в один таксон и считать вид изменчивым в отношении структуры центральной части створки и количества двугубых выростов, находящихся у укороченных рядов ареол.

Coscinodiscus jonesianus (Grev.) Ostf.

(рис. 2, *1—15* — см. вклейку)

Ostenfeld, 1915, Dansk. Bot. Ark., 2, N 4, p. 13, fig. 7. — *Eupodiscus jonesianus* Greville, 1862, Trans. Micr. Soc. N. S., 10, p. 22, tab. 11, 3. — *C. jonesianus* var. *commutatus* (Grun.) Hustedt, 1928, Kieselalg., Bd 1, p. 440, fig. 240. — *Eupodiscus commutatus* Grunow, 1884, Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, Math.-Naturw. Kl., 48, p. 79. — *Coscinodiscus biconicus* Van Breamen, 1905, Plankt. Noordsee Zuiderzee, p. 23, fig. 5.

Клетки высокоцилиндрические. Створки равномерно выпуклые, в центре уплощенные или немного вогнутые, 31.4—148 мкм в диам. (рис. 2, *1—4*). Структура из ареол, расположенных в радиальных рядах, близ центра створки — более крупных и разреженных, 5—7 ареол в 10 мкм, или образующих в центре створки розетку из крупных ареол; по направлению к краю створки ареолы становятся гуще за счет вклинивающихся рядов ареол, доходящих до $^1/_2$ радиуса створки, ближе к загибу створки вклиниваются еще более короткие ряды, 7—10 в 10 мкм, создающие картину отчетливо выраженных вторичных спиральных рядов. Ареолы локулярные, с крупной локулой, имеющей крупное отверстие на внутренней поверхности створки и неравномерно расположенные поры на крибруме с наружной поверхности створки (рис. 2, *5*, *6*). По краю створки кольцо мелких равномерно поставленных двугубых выростов (по данным СМ называемых шипиками), 1 в 10 мкм (рис. 2, *2*, *3*, *6*, *7*), от которых к центру идут узкие гиалиновые линии, на загибе заканчивающиеся 2—3 ареолами (рис. 2, *2*, *4*, *7*, *10*). На наружной поверхности створки двугубые выросты заканчиваются отверстием, не выступающим над поверхностью створки, а на внутренней поверхности они имеют небольшую сплющенную трубку, расширяющуюся к своему внутреннему концу и заканчивающуюся удлиненной щелью, ориентированной тангенциально (рис. 2, *6*). Расположены они перпендикулярно или слегка под углом к поверхности створки, расстояние между ними 7—9, реже — 11 ареол. В этом же кольце из двугубых выростов имеются два двугубых макровыроста (по данным СМ называемых коническими выростами), находящиеся под углом 100—120°. Макровыросты (термин Brooks, 1975, a—c) с наружной поверхности створки имеют вид выпуклого конуса, заканчивающегося на вершине очень маленьким круглым отверстием порового канала, идущего внутрь выроста (рис. 2, *10—12*). Наружная поверхность макровыростов из мелких

отверстий, не всегда видимых, расположенных вертикальными рядами, 5—6 в 1 мкм, разделенными слегка выступающими линиями (рис. 2, *11*, *12*). Внутренняя часть макровыростов значительно меньше наружной, имеет форму низкого цилиндра, заканчивающегося плоской округлой площадкой, окруженной узкой подковообразной щелью (рис. 2, *8—15*). От выростов к центру створки идет довольно широкая, радиальная гиалиновая полоса (рис. 2, *12—15*). Загиб створки низкий со структурой из вертикальных рядов мелких ареол, 14 ареол в 10 мкм.

Примечание. В течение нескольких лет на массовом материале из планктона Черного, Азовского и Каспийского морей изучались две разновидности — *Coscinodiscus jonesianus* var. *jonesianus* и var. *commutatus* (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). Было установлено, что между ними нет четких морфологических границ, а существует ряд переходных форм, которые можно наблюдать в одной пробе. Элементы структуры как признаки, послужившие основой для разделения разновидностей, нестойкие, изменчивые и зависят от размеров створок, что дало основание считать их одним таксоном. Электронно-микроскопическое изучение деталей структуры створок с наружной и внутренней поверхностей у этого вида также подтвердило мнение о его монотипности.

Оба разбираемых здесь вида принадлежат к одной группе рода *Coscinodiscus*, по R. Simonsen (1979), — к группе «Б», для которой характерны виды, имеющие краевое кольцо двугубых выростов; среди них находятся два более крупных двугубых выроста, расположенных под углом 100—180° (*C. concinnus* W. Sm., *C. gigas* Ehr., *C. asteromphales* Ehr.), или макровыросты, расположенные на створке друг против друга (*C. thorii Pav.*, *C. concinnoides* Simonsen). К этой же группе, несомненно, принадлежит и *C. granii* Gough (Fryxell, Hasle, 1973; Brooks, 1975c; Takano, 1980).

C. perforatus обнаруживает сходство с *C. asteromphalus* по строению центрального поля створки, разбросанным по поверхности створки двугубым выростам, форме крибрума и расположению на нем пор, по наружной части двугубых выростов и внутреннему кольцевидному валику у форамена. *C. jonesianus* проявляет сходство с *C. granii* по наличию гиалиновых лучей на створке, строению внутренней части двугубого макровыроста и кольцевидному валику у форамена.

На основании проведенного исследования и известных литературных данных, полученных при помощи СЭМ, о морфологии панциря *C. asteromphalus*, *C. concinnus*, *C. gigas*, *C. granii*, *C. jonesianus*, *C. perforatus* (Fryxell, Hasle, 1973; Brooks, 1975a—c; Takano, 1976, 1980), можно сделать заключение, что эти виды представляют собой обособленную группу видов рода *Coscinodiscus*, обладающих характерными признаками: ареолы локулярного типа с крупной многоугольной локулой, велумом на наружной поверхности створки и крупным фораменом, окруженным кольцевидным валиком на внутренней поверхности; краевое кольцо очень маленьких двугубых выростов, расположенных на границе края створки с загибом или на загибе, от которых у некоторых видов к центру створки отходит узкая гиалиновая полоса; среди этого кольца имеется два более крупных двугубых выроста, или макровыроста, с хорошо развитой частью на внутренней поверхности створки, а у некоторых видов — на внешней поверхности створки. Многие же виды из рода *Coscinodiscus* переведены в другие роды (Hasle, Fryxell, 1977; Round, Mann, 1980; Николаев, 1983, и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Николаев В. А. О роде *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1123—1128. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 192—213. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 222 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 190 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.*, *Макарова И. В.* Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 288 с. — *Brooks M.* Studies on the genus *Coscinodiscus*. I. Light, transmission and scanning electron microscopy of *C. concinnus* Wm. Smith. — Bot. Mar., 1975a, vol. 18, p. 1—13. — *Brooks M.* Studies on the genus *Coscinodiscus*. II. Light, transmission and scanning electron microscopy of *C. asteromphalus* Ehr. — Bot. Mar., 1975b,

vol. 18, p. 15—27. — *Brooks M.* Studies on the genus *Coscinodiscus*. III. Light, transmission and scanning electron microscopy of *C. granii* Gough. — Bot. Mar., 1975C, vol. 18, p. 29—39. — *Gerloff J.*, *Helmcke J. G.* Diatomeen-schalen im elektronenmikroskopischen Bild., 1974, Teil 8, Lehre, Taf. 715—824. — *Fryxell G. A.*, *Hasle G. R. Coscinodiscaceae*: some consistent patterns in diatom morphology. — Beih. Nova Hedw., 1973, Hf 45, p. 69—96.— *Hasle G.R.*, *Fryxell G. A.* The genus *Thalassiosira*: some species with a linear areola array. — Beih. Nova Hedw., 1977, Hf 54, p. 15—66. — *Ross R.*, *Cox E. J.*, *Karajeva N. I. e. a.* An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. — Beih. Nova Hedw., 1979, Hf 64, p. 511—533. — *Round F. E.*, *Mann D. G. Psammodiscus* nov. gen. based on *Conscinodiscus nitidus*. — Ann. Bot., 1980, vol. 46, p. 367—373. — *Simonsen R.* The genus system: ideas on phylogeny. Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71. — *Takano H.* Scanning electron microscopy of diatoms. III. *Coscinodiscus gigas* Ehrenberg. — Bul. Tokai Reg. Fish. Res. Labor., 1976, N 88, p. 133—141. — *Takano H.* In: Synopsis of red-tide Organisms, 1980, p. 31—60. — *Takano H.* In: Synopsis of red-tide Organisms, 1981, p. 61—90.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 10 IV 1984.

УДК 531.42 : 58 : 634.948 (245.31)

Бот. журн., т. 70, № 1

Н. М. Деева

ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

DEYEVA N. M. PHYTOMASS RESERVES OF FOREST COMMUNITIES FROM THE NORTH-WESTERN PART OF PUTORANA PLATEAU

Определены запасы фитомассы и ее годичный прирост в некоторых лесных сообществах северо-западной части плато Путорана (район оз. Капчук). Приводятся результаты исследования вертикальной структуры фитомассы, ее фракционного состава. Изучена роль отдельных жизненных форм в создании надземной фитомассы.

Определение запасов фитомассы и изучение ее структуры проводили в северо-западной части плато Путорана в 1978 и 1980 гг. Плато Путорана находится в поясе субарктического климата на стыке Атлантического и Сибирского секторов (Пармузин, 1975). Среднегодовая температура воздуха (по данным метеостанций Норильск и Тискель озеро) составляет —9.8°. Средняя температура самого холодного месяца, января, —27.6, самого теплого, июля, +13.4°. Абсолютный минимум температуры воздуха —56, абсолютный максимум 32.0°. Средняя продолжительность безморозного периода 77 дней («Справочник по климату СССР», 1976). Ледостав на озерах продолжается с первой декады октября до середины июля. Количество осадков за год достигает 700 мм и более. Бóльшая часть осадков выпадает в теплый период года (Пармузин, 1979). Вся территория плато Путорана находится в области распространения вечной мерзлоты. Мощность многолетнемерзлых пород — до 500 м и более. Глубина сезонного оттаивания почв — в среднем 60—70 см (от 30—40 см в торфяных почвах до 150 и более в легких дренированных — Соколов, 1976).

В распределении растительности в районе исследования выделяются 3 высотных пояса: лесной, подгольцовый и гольцовый. Границы поясов существенно варьируют в зависимости от экспозиции и крутизны склонов. Верхняя граница лесного пояса на склонах северной экспозиции достигает 200—250 м над ур. м., на склонах южной — 400—500. Подгольцовый пояс тянется полосой в 100—400 м, наибольшая его протяженность отмечена на склонах северной экспозиции. Гольцовый пояс начинается с высот 450—650 м над ур. м.

Основной лесообразующей породой является *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. Кроме лиственничных лесов, значительные площади занимают и березовые криволесья из *Betula pubescens* Ehrh., в виде примеси встречается *Picea obovata* Ledeb., в лесах нередок подлесок из *Alnus fruticosa* Rupr.

Изучение запасов фитомассы проводили в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике, кустарничково-лишайниковом лиственничном редколесье, кустарничково-лишайниковом березовом криволесье и в кустарничковом березовом криволесье с подлеском из *A. fruticosa*.

Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник занимает горный шлейф юго-западной экспозиции с углом наклона 3—5°. Сомкнутость крон лиственницы довольно высокая — 0.4—0.5. Средняя высота стволов 15 м, средний диаметр — 19 см. На участке выделяются 2 микрогруппировки: голубично-зеленомошный лиственничник, занимающий повышения, и ольхово-бруснично-зеленомошный лиственничник в понижениях. Травяно-кустарничковый ярус первой микрогруппировки создают *Vaccinium uliginosum* L. (30 %), *V. vitis-idaea* L. (15%). Проективное покрытие мохового яруса 98%; господствуют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (70%), *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. (20%). Вторая микрогруппировка имеет хорошо развитый кустарниковый ярус, сложенный *Alnus fruticosa* (сомкнутость яруса 0.7—0.8, высота — 1.5—3 м). Основу травяно-кустарничкового и мохового ярусов создают те же виды, что и в первой микрогруппировке, но в ином соотношении.

Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье с *Alnus fruticosa* и *Betula nana* L. расположено на возвышенном перешейке между озерами Лама и Капчук на высоте 120 м над ур. м. Древесный ярус разреженный (сомкнутость 0.2). Средняя высота лиственницы 5—7 м, средний диаметр стволов — 7 см. В сообществе выделены лишайниковая, ерниковая и ольховая микрогруппировки. Сомкнутость *B. nana* в ерниковой группировке достигает 0.5, высота — 30—60 см. Высота *Alnus fruticosa* в ольховой микрогруппировке 1—3.5 м, сомкнутость — 0.7. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* L. К ним в большем или меньшем количестве примешиваются *Arctostaphylos alpina* (L.) Spreng., *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica* (Jurtz.) A. et D. Löve, *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. В лишайниковом ярусе доминирует *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, в небольшом обилии отмечены *C. rangiferina* (L.) Harm., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *C. cucullata* (Bellardi) Ach., *C. nivalis* (L.) Ach. Встречаются вкрапления мхов, образованные *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, представителями родов *Polytrichum* и *Dicranum*.

Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье находится на первой нагорной террасе, наклон поверхности 2—4°. Сомкнутость древостоя, образованного *Betula pubescens*, 0.2—0.3. Березы многоствольные, средняя высота 6—7 м, средний диаметр — 5—7 см. Единично встречаются *Larix gmelinii* и *Picea obovata*. Кустарниковый ярус отсутствует. Основу травяно-кустарничкового яруса слагают *Vaccinium uliginosum* (15%), *V. vitis-idaea* (7—8%), *Empetrum nigrum* (10—15%). Лишайниковый ярус сплошной, господствуют *Cladina rangiferina* (60—65%), *C. stellaris* (25—30%), малообильны *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *Cetraria islandica*. Среди мхов чаще других встречаются представители родов *Dicranum* и *Polytrichum*.

Кустарничковое березовое криволесье с подлеском из *Alnus fruticosa* расположено на южном склоне в верхней части лесного пояса на высоте около 300 м над ур. м. Сомкнутость крон *Betula pubescens* 0.3. Встречаются отдельные экземпляры *Larix gmelinii*. Кустарниковый ярус представлен в основном *Alnus fruticosa*. Сомкнутость яруса 0.1—0.2, высота — 2—3.5 м. В сложении яруса принимают участие *Juniperus sibirica* Burgsd., *Rosa acicularis* Lindl., *Spiraea* media Fr. Schmidt. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 40%. Доминирует голубика. Остальные виды встречаются в небольшом обилии. Лишайниково-моховой ярус развит плохо. Наиболее представительны виды рода *Dicranum*. Из лишайников обильнее других *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*.

Определение запасов фитомассы проводили на постоянных пробных площадях с учетом горизонтальной и вертикальной неоднородности растительного покрова. Надземную фитомассу древесного и кустарникового ярусов получали методом средней модели. Массу древесины устанавливали путем вычисления ее объема и удельного веса. Для определения массы ветвей, хвои и листьев

с каждого метра кроны дерева (в некоторых случаях — с каждой трети кроны) было отобрано по 3 средних ветви. Все показатели умножали на среднее количество стволов на единицу площади. В кустарниковом ярусе количество стволов ольхи на единицу площади подсчитывали на профиле 2×200 м. По выделенным классам толщины отбирали модельные стволы (по 3 средних в каждом из трех классов), которые подвергали подразделению на фракции. Годичный прирост древесины стволов и ветвей деревьев и кустарников определяли на основании измерения годичных колец. Надземную массу травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов оценивали путем взятия укосов с 20 площадок в каждой из микрогруппировок. Для мохово-лишайникового яруса были выбраны площадки размером 25×25, для травяно-кустарничкового — 50×50 см. Укосы травяно-кустарничкового яруса, а в некоторых случаях и мохово-лишайникового разбирали по видам. Для цветковых растений устанавливали фракционный состав растительной массы (листья, стебли и т. д.). У многолетнезимнелетнезеленых кустарничков листья текущего года и листья прошлых лет взвешивали отдельно. Определяли годичный прирост фитомассы всех видов растений, за исключением мхов и лишайников. При подсчёте общих запасов надземной фитомассы учитывали массу живых частей растений (зеленые хвоя и листья, живые стебли, ветви, стволовая древесина, шишки текущего года, живые части мхов и лишайников), а также массу отмерших частей растений (сухие листья, стебли, ветви, кора, шишки прошлых лет). За линию раздела надземной и подземной фитомассы принимали границу между живой (зеленой) частью мхов и отмершей (побуревшей). Подземную массу деревьев и кустарников определяли методом средней модели. Для оценки подземной фитомассы всех других растений в каждой из выделенной микрогруппировок брали почвенные монолиты размером 25×25 см и на глубину проникновения корневой системы. Монолиты делили послойно по 10 см и промывали с помощью серии сит с последовательно уменьшающимся диаметром ячеи до 0.25 мм. Все образцы взвешивали в абсолютно сухом состоянии.

В бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике по сравнению с другими изученными лесными ценозами общий запас фитомассы наибольший — 1247.7 ц/га абс. сух. веса. Надземная масса преобладает над подземной.

Растительная масса, ц/га абс. сух. веса		Годичный прирост надземной растительной массы (без прироста мхов и лишайников)		Масса ассимилирующих частей растений	
надземная	подземная	ц/га	процент от надземной массы сосудистых растений	ц/га	процент от общей надземной массы
791.9	455.8	38.4	5.7	136.9	17.3

Основная часть живой надземной массы лиственничника формируется цветковыми (85%), при этом на долю деревьев приходится 73.5 %, кустарников (прежде всего *Alnus fruticosa*) — 9.5, кустарничков — 2 (см. таблицу). Среди кустарничков преобладает брусника — 61.0 г/м², в 2 раза меньше запасы голубики. Основу фитомассы мхов формируют *Pleurozium schreberi* (50%) и *Hylocomium splendens* (41%). Масса лишайников крайне незначительна.

Участие растений разных жизненных форм в создании надземной фитомассы живых частей растений в исследуемых сообществах (ц/га абс. сух. веса)

Сообщество	Деревья	Кустарники	Кустарнички	Травы	Мхи	Лишайники	Всего
Бруснично-голубично-зеленомошный лиственничник с *Alnus fruticosa*	555.4	71.6	15.9	0.4	112.4	0.3	756.0
Кустарничково-лишайниковое лиственничное редколесье	35.4	25.4	7.6	1.2	1.2	76.9	147.7
Кустарничково-лишайниковое березовое криволесье	36.3	—	12.2	0.1	3.4	39.0	91.0
Кустарничковое березовое криволесье с *Alnus fruticosa*	87.0	14.5	11.4	0.9	4.5	3.8	122.1

Доля стволовой древесины в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике достигает 92% живой массы древостоя, ветвей — 6, хвои — 2. При этом в средней части кроны сосредоточено около 60% массы хвои, в нижней — всего 18. В кустарниковом ярусе по сравнению с древесным увеличивается доля листьев до 7%, в травяно-кустарничковом листья составляют уже 45% живой надземной массы яруса, доля ветвей уменьшается до 55.

Годичный прирост (здесь и далее без учета прироста мхов и лишайников) составляет 5.7% от надземной массы сосудистых растений (38.4 ц/га), 73% прироста образовано древесным ярусом, 16 — кустарниковым, 11 — травяно-кустарничковым. В двух последних ярусах бо́льшую часть прироста создают листья (в травяно-кустарничковом ярусе их масса достигает 80.5%, в кустарниковом — 76). В древесном ярусе их доля снижается до 44%.

В кустарничково - лишайниковом лиственничном редколесье общий запас органической массы — 303.2 ц/га, около половины его находится в надземной сфере.

Растительная масса, ц/га абс. сух. веса		Годичный прирост надземной растительной массы (без прироста мхов и лишайников)		Масса ассимилирующих частей растений	
надземная	подземная	ц/га	процент от надземной массы сосудистых растений	ц/га	процент от общей надземной массы
151.2	152.0	7.9	10.2	9.3	6.2

В кустарничково-лишайниковом лиственничном редколесье живую надземную фитомассу слагают в основном лишайники (52.1%), при этом 82% их массы образовано *Cladina stellaris* и 15% массы — *C. rangiferina*. На втором месте в создании живой надземной фитомассы стоят деревья (24%), на третьем — кустарники (17.2%), из них 68% приходится на *Alnus fruticosa*, 32 — на *Betula nana*. Кустарнички составляют всего 5.1% (основу их массы создает голубика — 32.7 г/м^2, в меньшей степени — *Arctostaphylos alpina*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*). На долю мхов и травянистых растений приходится менее, чем по 1%.

Стволовая древесина в данном сообществе создает 85% живой фитомассы древостоя, ветви — 12, хвоя — 3, т. е. в древесном ярусе кустарничково-лишайникового лиственничного редколесья по сравнению с бруснично-голубично-зеленомошным лиственничником вдвое больше доля ветвей. В кустарниковом ярусе доля листьев увеличивается до 10% живой надземной фитомассы яруса, в травяно-кустарничковом — до 30.

Годичный прирост в лиственничном редколесье — 7.9 ц/га, что составляет 10.2% надземной массы сосудистых растений. Вклад отдельных ярусов в создание текущего прироста примерно одинаков. В древесном ярусе его абсолютная величина — 2.4, в кустарниковом — 2.9, в травяно-кустарничковом — 2.6 ц/га. При этом масса хвои лиственницы в общем приросте древостоя — 37.5 %, масса листьев *Alnus fruticosa* и *Betula nana* в приросте кустарникового яруса — 91 %. Доля листьев в приросте травяно-кустарничкового яруса — 88.5 %.

В кустарничково - лишайниковом березовом криволесье общий запас фитомассы равен 265.0 ц/га, преобладает подземная фитомасса.

Растительная масса, ц/га абс. сух. веса		Годичный прирост надземной растительной массы (без прироста мхов и лишайников)		Масса ассимилирующих частей растений	
надземная	подземная	ц/га	процент от надземной массы сосудистых растений	ц/га	процент от общей надземной массы
93.8	171.2	5.9	11.5	9.9	10.6

Живая надземная фитомасса на 53.4 % образована цветковыми растениями, из них 40 % приходится на деревья, 13.4 — на кустарнички (голубика — 52.9, брусника — 29.1 г/м^2). Масса травянистых растений очень мала. Лишайники создают 42.9 % живой надземной фитомассы (почти столько же, сколько и де-

ревья). Наибольшую массу накапливают *Cladina stellaris*, *C. rangiferina* и *Cetraria islandica*. Участие мхов незначительно (всего 3.7%.)

В живой надземной фитомассе древесного яруса кустарничково-лишайникового березового криволесья листья составляют 7.5% его массы, ветви — 24.5, стволовая древесина — 68. В травяно-кустарничковом ярусе на листья приходится 30.9%, на стебли — 69.1.

Прирост надземной фитомассы за период вегетации — 5.9 ц/га (11.5%). Древесный ярус создает 54% прироста фитомассы, травяно-кустарничковый — 46. В общем приросте древесного яруса на долю листьев березы приходится 84 %, в травяно-кустарничковом ярусе доля листьев — 76.4.

В кустарничковом березовом криволесье с *Alnus fruticosa* общий запас органической массы — 453.8 ц/га. Преобладание подземной фитомассы еще более заметно, чем в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье.

Растительная масса, ц/га абс. сух. веса		Годичный прирост надземной растительной массы (без прироста мхов и лишайников)		Масса ассимилирующих частей растений	
надземная	подземная	ц/га	процент от надземной массы сосудистых растений	ц/га	процент от общей надземной массы
128.1	325.7	9.7	8.1	12.2	9.5

Основная часть живой надземной фитомассы формируется за счет деревьев (71.3%), на долю кустарников приходится 11.9%, кустарничков — 9.3, трав — 0.7. Из кустарничков наибольшую массу имеет голубика — 72.9 г/м^2. Мхов и лишайников мало, первые составляют 3.7% от надземной массы, вторые — 3.1.

Доля стволовой древесины от фитомассы живых частей растений древесного яруса достигает 83%, доля ветвей — 13.8, листьев — 3.2. В кустарниковом ярусе доля ветвей составляет 92.4%, листьев — 7.6. В травяно-кустарничковом ярусе на листья приходится $^1/_3$ фитомассы данного яруса.

Годичный прирост фитомассы — 9.7 ц/га (8.1% от надземной массы сосудистых растений). Бо́льшая его часть образована древесным (50%) и травяно-кустарничковым (36%) ярусами. Вклад листьев березы в годичный прирост древесного яруса — 60%, листьев ольхи в прирост кустарникового яруса — 79. В травяно-кустарничковом ярусе доля листьев приближается к 85.7%.

В заключение отметим, что исследуемые лесные сообщества заметно различаются как по запасам органической массы, годичного прироста, так и по структуре фитомассы. Так, в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике накапливается почти в 5 раз больше растительной массы, чем в кустарничково-лишайниковом березовом криволесье. По запасам надземной фитомассы эти сообщества различаются в 8.5 раза, по ежегодному приросту — в 6.5.

Различно и участие отдельных биологических групп растений в создании фитомассы: деревья составляют основу живой надземной фитомассы в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике и кустарничковом березовом криволесье с *Alnus fruticosa*. В двух остальных сообществах главная роль в формировании фитомассы принадлежит лишайникам — они создают почти половину надземной фитомассы; на втором месте — деревья. Во всех сообществах, за исключением кустарничково-лишайникового березового криволесья, довольно заметно участие кустарников, в первую очередь *A. fruticosa*, меньше роль кустарничков и вовсе незначительна масса разнотравья. Доля мхов существенна только в бруснично-голубично-зеленомошном лиственничнике.

ЛИТЕРАТУРА

Пармузин Ю. П. Тундролесье как ландшафтно-озерный пояс Земли. — В кн.: Путоранская озерная провинция (Итоги ландшафтно-лимнологических исследований 1968 года). Новосибирск: Наука, 1975, с. 6—18. — *Пармузин Ю. П.* Тундролесье СССР. М.: Мысль, 1979. 295 с. — *Соколов И. А.* Геохимия автономного ортоэлювиального почвообразования и выветривания в тундролесной зоне плато Путорана. — В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана (Путоранская озерная провинция). Новосибирск: Наука, 1976, с. 129—152. — *Справочник* по климату СССР. Вып. 21, ч. 2. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 504 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 XI 1982.

УДК 581.524 Бот. журн., т. 70, № 1

В. С. Ипатов

НЕКОТОРЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ Л. Г. РАМЕНСКОГО О ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

IPATOV V. S. SOME IDEAS OF L. G. RAMENSKY CONCERNING NATURAL PLANT DISTRIBUTION IN SPACE

Рассматриваются взгляды Л. Г. Раменского на дифференцированность растительного покрова на естественные единицы и роль непрерывности.

Из научного наследия Л. Г. Раменского, богатого вполне современными идеями, наиболее популярной является его концепция непрерывности растительного покрова (в соответствии с современной терминологией — пространственного и таксономического континуума).

В данной статье задача ограничена рассмотрением представлений Раменского о пространственной непрерывности растительного покрова. Основное внимание при этом уделяется следующим вопросам: 1) естественность пространственных единиц в растительном покрове, его дифференцированность; 2) понимание непрерывности и ее роль в организации растительного покрова; 3) какие особенности, свойства растительного покрова пытался Раменский раскрыть правилом непрерывности.

Если бы речь шла об установлении приоритета, следовало бы начать с выступления Раменского в 1910 г. на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей. Но для нас удобнее прежде всего рассмотреть работу Раменского, изданную в 1924 г., «Основные закономерности растительного покрова и их изучение», так как в ней наиболее полно изложены взгляды, сформировавшиеся в первый период его деятельности.[1]

Многие закономерности растительного покрова опираются на «правило экологической индивидуальности растительных видов», заключающееся в том, что реакция растений каждого вида на воздействие среды своеобразна и отлична от таковой любого другого вида. Доказывается это правило тем, что распределения обилия видов по факторам среды у разных видов никогда не совпадают. Правило экологической индивидуальности не претерпело в работах Раменского никаких изменений. В литературе оно никем не ставилось под сомнение и приобрело авторитет абсолютной истины.

Для Раменского правило экологической индивидуальности — ключ к познанию разнообразия растительного покрова и его связей с условиями среды: «Целесообразно примененное правило экологической индивидуальности дает возможность такого содержательного и всестороннего суждения по составу ценоза, о местных условиях, какое иначе вряд ли было бы достигнуто» (с. 18).

Как же соотносится это правило с существованием растительных группировок (ценозов)? По этому вопросу Раменский высказывается вполне определенно: «Правило экологической индивидуальности нисколько не противоречит факту существования закономерных внутренне связанных группировок (ценозов), оно дает существенное дополнение и разъяснение, позволяя предвидеть действительно наблюдаемое в природе безграничное разнообразие количественных сочетаний растительности» (с. 18). Здесь не содержится указания на условность территориальных единиц, хотя, конечно, закономерными внутренне связанными группировками могут быть и произвольно выделенные участки растительного покрова. В этом смысле больше определенности содержится в формулировке: «Ценоз — это экологически обусловленная территориально однородная группировка растительности (единичный конкретный ценоз). . .» (с. 6).

Задачей фитоценологии Раменский считает всестороннее изучение ценозов и вообще закономерных территориальных (т. е. взятых во всю толщу биосферы)

[1] При цитировании указывается год издания работы, страницы же приводятся по «Избранным работам» (Раменский, 1971).

группировок организмов в их разнообразной обусловленности (с. 7). Даны ли ценозы природой или это — условно выделяемые единицы? Трудно представить, что Раменский в качестве главной задачи фитоценологии считает изучение условно, произвольно выделяемых единиц.

Достаточно ясно видно отношение Раменского к дифференцированности растительного покрова в работе 1929 г., где он подробно исследует вопрос о растительных группировках. Как будет показано ниже, несомненно, Раменский рассматривает растительный покров состоящим из объективно существующих разного рода растительных группировок. Но если таким образом понимать Раменского, как будто бы обнаруживается противоречие в связи с его высказываниями в 1924 г. После разбора примеров, иллюстрирующих правило непрерывности, он заключает: «. . . растительность — в основе явление непрерывное» и, что важнее: «Обычно устанавливаемые исследователями границы единиц растительности отражают не действительные природные отношения, а главным образом условные приемы исследования, отсутствие действительно количественных определений и недостаточность, отрывочность материала описаний» (с. 18). Очевидно, здесь речь идет о недоброкачественности, с точки зрения Раменского, методов исследования, и в этом случае границы «порождаются» этими порочными методами. С другой стороны, Раменский отнюдь не отрицает существования границ и не говорит об условности единиц растительности.

Что же такое, по Раменскому, непрерывность растительного покрова? Определение непрерывности ни в работе 1924 г., ни в последующих он не приводит. По-видимому, не случайно объяснение «правила непрерывности» начинается с изложения методического приема. «Правило непрерывности растительного покрова. Стремясь к объективности, фотографической верности природе наших описаний растительности, мы выработали приемы раздельной записи: растительный покров не разбивается нами на отдельные, условно, на глаз принятые однородными пробные площадки, но прослеживается распределение по территории или полосе учета каждого растительного вида в отдельности независимо от других видов. При этом мы стараемся передать все неслучайные (т. е. превышающие площадь выявления) особенности в распределении каждого вида, скачковое или постепенное, быстрое или медленное падение его концентрации вдоль полосы учета и т. п.» (с. 17). Возникает вопрос: почему в правило непрерывности включен и занимает центральное место метод описания растительного покрова в рядах примыкающих площадок? По-видимому, это объясняется тем, что для Раменского главным является не сама по себе непрерывность, а реализация идеи о зависимости изменений растительности от изменений среды, при этом такими методами, которые позволили бы избежать искусственного создания скачков при постепенном изменении среды. Для этих целей предложенный им метод оказался эффективным (правда, целесообразность избранного большого размера пробных площадей по меньшей мере спорна).

Далее Раменский приводит примеры такого подхода. Он показал изменение луговой растительности по склону. При этом принимается, что факторы среды изменяются вдоль склона направленно и постепенно. На основании визуального рассмотрения кривых изменения обилий видов, а в другом примере — рядов цифровых оценок обилия Раменский приходит к выводу, что растительность изменяется постепенно: «скачки», перепады, какие-либо «рубежи» (это выражение он использует позднее) не обнаружены. Здесь Раменский показал клинальные, по современной терминологии, участки. Эти примеры иллюстрируют непрерывность. Таким образом, непрерывность, по Раменскому, очевидно, — постепенное (без скачков, резких изменений) направленное изменение растительного покрова в соответствии с такого же рода изменением среды. Возможно, точнее отразила бы примеры, использованные Раменским, несколько иная формулировка: если постепенно изменяется среда, то столь же постепенно в соответствии с ней меняется растительность. Раменский на основе рассмотрения только клинальных участков делает неожиданный вывод: «Приведенные сейчас для примера и многочисленные другие наблюдения, собранные различными методами, приводят к полному убеждению, что растительность — в основе явление непрерывное» (с. 18). По существу здесь Раменский переносит закономерности, обнаруженные в пределах клинальных участков, на раститель-

ный покров вообще. Следует отметить, что и сами примеры не убедительны. Раменский оценивал характер изменения растительности визуально. Такая оценка ненадежна и допускает и иное толкование результатов. Конечно, нельзя оценивать геоботаническую работу 1924 г. исходя из сегодняшних позиций, но неверным было бы и обходить вопрос о недостоверности выводов. Раменский использовал крупные пробные площади — 25 м². Для лугов — это очень большие площадки, и, естественно, при таких размерах площадок может обнаружиться только очень крупная мозаика. Один из примеров (рис. 1, с. 17) был по существу забракован и самим Раменским («методика построения приведенной диаграммы не чужда субъективности»). Профиль же с цифровыми данными (табл. 2, с. 19) несомненно может интерпретироваться как состоящий из нескольких контуров. Значительно позднее, в 1953 г., Раменский вновь возвращается к этому профилю (с. 316—317, здесь он изображен графически) и выводы делает иные. «Профиль документально подтверждает своеобразие распределения видов растений по условиям: нет двух видов с совпадающими амплитудами обилий! Однако в то же время наглядно выявляется несколько качественных рубежей, на которых одновременно существенно меняются обилия групп видов . . . Приведенный профиль выявляет и экологическую специфичность видов, и сопряженность изменений растительного покрова, количественных и более существенных качественных, глубоко отражающихся на всем составе растительности и несомненно на ее реакциях на внешние воздействия . . .» (с. 316). Отметим, что и здесь четко видны «экологизм» в подходе Раменского к растительному покрову и его идея о сопряженном со средой изменении растительного покрова.

Менялись ли радикально взгляды Раменского по обсуждаемым вопросам? В отношении дифференцированности растительного покрова в его работах находим ясный и недвусмысленный ответ. Уже говорилось, что в 1924 г. он дает общее определение ценозов и подчеркивает объективность их существования. При этом он указывает, что ценозы — территориально однородные образования.

В 1929 г. Раменский развивает представление о ценозах, описывает разные формы организации растительного покрова. Ценозы, по Раменскому, различаются по размерам и по факторам, их формирующим. Эпизодические и ценобиотические микрогруппировки меньше по размерам, чем ценозы, и формируются под влиянием эдификаторов. Экотопные группировки, или ценозы, характеризующиеся более крупными площадями, отражают особенности экотопа, размер их соизмерим с площадью выявления обилия видов (по Раменскому, это сотни квадратных метров). Микроценозы отражают мелкие детали среды — микрорельеф и т. п., и находятся под влиянием окружающей растительности. Раменский выделяет еще одну форму организации растительного покрова — экологические ряды, т. е. такие участки, когда в соответствии с постепенным изменением среды изменяется и растительность. Если для всех ценозов характерны однородность топологических условий участка и однородность «культурной истории», то для экологических рядов — направленность и постепенность изменений (с. 61—63). Позже такие участки, контуры В. И. Василевич (1966) назвал клинальными. Клинальные контуры Раменский рассматривал уже в 1924 г. в связи с непрерывностью. Но в 1929 г. он подчеркивает возможность образования скачков в изменении растительного покрова в экологических рядах, скачков, отражающих средообразующую деятельность растений. Но если учесть, что и в 1924 г. он признавал эдификаторную роль растений, то можно считать, что принципиальных изменений в его позиции не произошло, лишь несколько сместились акценты. Раменский обращает внимание, что условно выделенными ценозы могут считаться в том случае, если произвольно расчленяется экологический ряд, «. . . когда налицо непрерывное изменение растительности, образующей плавный экологический ряд» (с. 64).

Итак, точка зрения Раменского осталась в принципе неизменной: растительный покров дифференцирован: «Покров трижды мозаичен — эпизодически, ценотически и экологически. Помимо мозаичности, растительность изменяется в различных направлениях, образуя более или менее выраженные ряды. К этому следует прибавить еще наличие разнообразных местных нарушений, присутствие свидетелей смен во времени (сукцессий), растений-пережитков и т. д.» (с. 63). Отметим, что если опираться на приведенное выше высказывание, эколо-

гические ряды можно рассматривать как единицы растительного покрова. В основной же работе «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» (1938) в разделе, посвященном элементарным единицам растительного покрова, Раменский не упоминает об экологических рядах, т. е. не ставит их в один ряд с группировками. Видимо, правильно считать, что выделение клинальных участков как своеобразных, но столь же равноправных единиц, как и однородные контуры, является позднейшим достижением геоботаники. В работе 1938 г. более подробно рассматривается понятие ценоза, но каких-либо противоречий с позицией, высказанной в 1929 г., не обнаруживается.[2] Позиция Раменского не менялась и в последующем.

Сложнее отношение Раменского к непрерывности растительного покрова. Как уже говорилось, в 1924 г. Раменский иллюстрирует непрерывность изменением растительного покрова вдоль склона. Из приведенных примеров следовало, что непрерывность понимается в том смысле, что если постепенно и направленно изменяется среда, то в соответствии с этим также постепенно и направленно изменяется растительный покров. Правда, здесь же имеется и декларативное, недостаточно обоснованное утверждение, что растительный покров вообще в основе своей непрерывен. В 1929 г. Раменский обращает внимание, что в экологических рядах могут наблюдаться скачки, связанные с влиянием эдификаторов. Если учесть, что роль эдификаторов в формировании среды и растительного покрова он признавал уже в 1924 г., то существенного отхода от понимания непрерывности не наблюдается и в 1929 г.

В 1938 г. Раменский пишет: «В 1924 г. я трактовал растительность как явление непрерывное. Безоговорочно высказанное, такое суждение неверно» (с. 257). От чего отказывается Раменский, не говорится. Попытаемся высказать догадку, в чем изменились его суждения. Вновь обращаясь к полемике с Дю Рие, он пишет: «Мы нередко наблюдаем в природе резкие границы ценозов при кажущейся непрерывности смен внешних условий (на равномерном склоне); но, во-первых, очень часто эта непрерывность условий действительно только кажущаяся, во-вторых, резкие границы являются частным случаем, которому можно противопоставить более многочисленные случаи незаметных плавных переходов. Эти резкие переходы отражают, как уже отмечено, влияние на среду растений-эдификаторов . . .» (с. 257). Понимание непрерывности не изменилось: если плавно меняется среда, плавно меняется и растительный покров; при резком изменении среды, не всегда легко обнаруживаемом («непрерывность условий действительно только кажущаяся»), возникает скачок в растительности, он может вызываться и эдификатором. Все эти положения высказывались и в 1924 г., а допуская возможность появления скачков в экологических рядах в 1938 г., Раменский считает такие случаи немногочисленными. Правда, последнее противоречит сказанному ниже через 2 фразы: «Однако скачки, качественные изменения присущи растительному покрову и совершаются в нем на каждом шагу . . .» (с. 258), и ответственность за них опять же возлагается на сами растения.

В 1953 г. в связи с новым анализом профиля, уже использованного в 1924 г., Раменский пишет: «В 1925 г.[3] я односторонне подчеркивал черты непрерывности растительного покрова: его качественные изменения — факт, требующий в каждом конкретном случае серьезного обоснования и анализа» (с. 316). В работе 1953 г. «рубежи» в изменениях растительного покрова объясняются вновь «рубежами» в изменении условий местообитания и воздействием растений-эдификаторов. Позиция, как видим, в главном не изменилась, появился лишь новый оттенок — Раменский в этой работе уже не упоминает, что резкие границы являются частным случаем, и не противопоставляет их «более многочисленным случаям незаметных плавных переходов». Представляется очевидным, что Рамен-

---

[2] Здесь Раменский дает более удобную классификацию группировок: «Всякое пространственно однородное сочетание растений мы будем называть группировкой независимо от произведших эту группировку причин. Под микрогруппировками, или фрагментами ценозов, мы будем разуметь группировки, развитые на площади, недостаточной для выявления их строения и состава. Группировки, развитые на площади, достаточной для их выявления, мы будем именовать фитоценозами. . .» (с. 241).

[3] Речь идет о работе, впервые опубликованной в 1924 г. и напечатанной в виде отдельного оттиска в 1925 г.

ский, отказываясь от декларативного, недостаточно обоснованного заявления о всеобщей непрерывности растительного покрова, сделанного в 1924 г. в полемике с Дю Рие, сужает масштабы проявления непрерывности, по существу она уже представляется частным случаем. Следует подчеркнуть, что меняется оценка масштабов явления, суть же концепции — постепенность изменения растительности в связи с постепенным изменением среды (при отсутствии нарушений постепенности эдификаторами) — остается неизменной.

Концепция непрерывности растительного покрова формировалась Раменским как продукт реализации одной из главных его идей — анализа растительности и среды в непрерывных рядах пробных площадей как единственно позволяющего выявить закономерности растительного покрова. Методологическую значимость такого подхода Раменский определил в 1953 г. следующим образом: «Для полного овладения закономерностями растительного покрова (в целях управления им!) необходимо отрешиться от метафизических навыков мышления отдельными, логически исключающими друг друга, произвольно выделяемыми единицами и перейти к последовательному мышлению системами закономерных рядов — к способу мышления, давно усвоенному всеми более развитыми науками, естественными и техническими. Именно ряды отвечают тому сочетанию и взаимной обусловленности различий, количественных и качественных, которые наблюдаются всюду в природе, в том числе и в растительном покрове» (с. 325). Необходимо обратить внимание именно на этот аспект, поскольку в литературе обычно с именем Раменского прежде всего связывается концепция континуума, а главные его идеи до сих пор остаются в тени. К тому же и изложение мнения Раменского о непрерывности нередко оказывается по меньшей мере неточным.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Учение о непрерывности растительного покрова. — Тр. МОИП, 1966, т. 27, с. 59—69. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. (На основании геоботанических исследований в Воронежской губ.). — Вестн. опытн. дела, январь—декабрь. Воронеж, 1924, с. 37—73. — *Раменский Л. Г.* Проективный учет и описание растительности. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1929. 55 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г.* Об экологическом изучении и систематизации группировок растительности. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1953, т. 58, № 1, с. 35—54. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Ленинградский государственный университет.

Получено 18 IV 1984.

УДК 581.524.44 : 631.5 (282.247.415) Бот. журн., т. 70, № 1

В. В. Туганаев, Т. Б. Киреева

СОСТАВ И СТРУКТУРА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ СРЕДНЕЙ КАМЫ В КОНЦЕ 1-го И НАЧАЛЕ 2-го ТЫСЯЧЕЛЕТИЙ н. э.

TUGANAYEV V. V., KIREYEVA T. B. COMPOSITION AND STRUCTURE OF AGROPHYTOCOENOSES OF THE MIDDLE KAMA RIVER IN THE END OF THE FIRST AND THE BEGINNING OF THE SECOND THOUSAND YEARS A. D.

В конце 1-го и начале 2-го тысячелетий н. э. территория Средней Камы представляла собой земледельчески хорошо освоенный район с господствующей подсечно-огневой формой земледелия, на полях преобладали полидоминантные агроценозы. Культивировали не менее 13 видов растений. Посевы отличались высокой засоренностью. Выявлено 30 видов засорителей полей.

Территория Средней Камы в пределах Удмуртии и Пермской обл. в конце 1-го и начале 2-го тысячелетий н. э. была земледельчески хорошо освоена и сыграла значительную роль в истории удмуртов и других финно-угорских

Виды растений, определенные по семенам и плодам в материалах средне

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Идна-кар, X—XI вв.				Идна-кар, IX—XII вв.						
Культурны											
Triticum aestivum L.	+++	+++	+++	+++							
T. compactum Host	+	+	+	+							
T. dicoccon (Schrank) Schuebl.	+++	+++	++	++	++	++	+++	+++	+++	++	+++
Secale cereale L.	++	++	++	++		++	+++	+++	+++	+++	++
Avena sativa L.	+	+	++	++		++	+++	+++	++	++	+
Hordeum vulgare L.						+		+		+	
H. lagunculiforme (Bacht.) Bacht. ex Nikif.		+	+								
Pisum sativum L.									+++		
Brassica rapa L.							++	+++		++	
Lens culinaris Medik.											
Papaver somniferum L.											
Cannabis sativa L.											
Panicum miliaceum L.											
Сорные											
Centaurea cyanus L.			+								
Chenopodium album L.			++	++							
Silene noctiflora L.				+							
Erysimum cheiranthoides L.			+								
Thlaspi arvense L.											
Brassica campestris L.											
Barbarea vulgaris R. Br.											
Oberna behen (L.) Ikonn.			+								
Stellaria media (L.) Vill.											
Festuca pratensis Huds.			+								
Poa annua L.				+							
Galeopsis ladanum L.			+	+							
G. bifida Boenn.											
G. speciosa Mill.											
Stachys annua (L.) L.											
S. palustris L.				+							
Myosotis arvensis (L.) Hill			+								
Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray	+										
Trifolium arvense L.											
Viola arvensis Murr.			+								
Polygonum aviculare L.											
Fallopia convolvulus (L.) A. Löve											
Rumex acetosella L.											
Urtica dioica L.											
Leontodon autumnalis L.											
Ranunculus repens L.											
Convolvulus arvensis L.											
Galium aparine L.			+								
Lamium amplexicaule L.											
Rumex acetosa L.											

Примечание. Встречаемость семян и плодов: + в небольшом количестве, ++ в значительном

народов. Полба, ярица, пшеницы обыкновенная и карликовая, овес посевной и другие были обычными полевыми культурами. Здесь в средневековье, преимущественно на высоких пойменных террасах рек, создаются небольшие укрепленные пункты-городища, часть из которых детально исследована археологами под руководством М. Г. Ивановой (Научно-исследовательский институт языка, литературы, истории и экономики при Совете Министров Удмуртской АССР) и Р. Д. Голдиной (Удмуртский государственный университет). В трех городищах на территории северной части Удмуртии (Идна-кар, Гурья-кар и Весья-кар) и в одном на территории Пермской обл. (Верх-Саинское) вблизи г. Кунгур най-

...ековых городищ бассейна р. Чепцы (север Удмуртской АССР) X—XII вв.

№ образца													
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
				Гурья-кар, IX—XII вв.				Весья-кар, IX—XII вв.				Верх-Саинское городище, IX в.	
...астения													
								+	++			++	++
		+		++	+	+						+	
++	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++		+++			+++	+++
++	+++			++		++	+++					++	++
	++	++		+	++	++	+		+	++	++	++	
		++	++	++	+++	++	+++	+	+	++		++	++
		++			++	+	+		+	++		++	+
					+	++	+						
							+						
				+				+++	+	+	+++		
								++					
растения													
				++	++	+				+++		+	
					+++								
					+					+			
					+	+	+						
					+								
					+++								
					+++	+	+	+					
					++								
									+	+		++	
						+	+						
				+			+						
					+					+			
				+						+			
				+									
							+						
										+			
										+			
								+					
				+			++	+		++		++	+
													+
												+	

...количестве, +++ обильно.

дены плоды и семена сельскохозяйственных культур, которые были переданы нам для установления видового состава семян.[1] К настоящему времени накопилось достаточно материала, чтобы осветить состав и структуру агрофитоценозов Средней Камы (Туганаев, Ефимова, 1981).

На полях бассейна р. Чепцы в X—XII вв. можно было найти не менее 13 видов культурных растений (см. таблицу). Высевали, как правило, смесь различ-

[1] Карпологическая диагностика растений проведена по коллекции плодов и семян из археологических памятников Среднего Поволжья и Предуралья, имеющейся на кафедре ботаники и физиологии растений Удмуртского государственного университета.

ных культур, что было весьма характерно для того времени. Это, как мы уже указывали (Туганаев, Ефимова, 1981), могло быть связано, во-первых, с трудностью отделения больших партий семян одной культуры от другой, во-вторых, с необходимостью иметь гарантию на получение хотя бы минимального урожая сельскохозяйственных культур в любые по погодным особенностям годы. Такую гарантию давал посев смесей экологически различающихся культур. Видимо, с этим связано бытовавшее даже относительно недавно (100—200 лет тому назад) у крестьян мнение о перерождении одной культуры в другую в зависимости от погодных условий. Так, считалось, что во влажные годы «овес якобы в полбу переменяется». (Рычков, 1767 : 124). Смешанным посевам, как мы полагаем, обязано появление таких обобщенных понятий, как русское «жито» или удмуртское «ю-нянь», обозначающих злаковые зерновые культуры вообще, но не указывающих на конкретный вид возделываемого растения. В структуре посевных площадей посевы смешанных культур занимали довольно заметное место и в более позднее время. Так, в конце XIX в. в Глазовском уезде Вятской губернии в значительном количестве высевалась смесь овса с ячменем («Материалы по статистике. . .», 1893), а в посевах полбы в Удмуртии всегда можно было найти примесь овса (Прокопьев, 1954). Смешанные посевы характерны для архаичного полеводства; известно, что посев смешанных культур свойствен был начальным этапам развития земледелия (Клинген, 1960). Практически все подвергнутые нами анализу образцы семян, за исключением № 5 и 23, представляют собой не что иное, как часть урожая смешанных культур. Это свидетельствует о широком распространении агрофитоценозов с доминированием нескольких видов культурных растений в конце 1-го и начале 2-го тысячелетий в районе Средней Камы.

В таких смешанных посевах чаще других видов преобладали полба-двузернянка, рожь яровая, овес посевной, ячмень обыкновенный. Теплолюбивые культуры — пшеницы обыкновенная и карликовая, горох посевной, просо обыкновенное, чечевица съедобная, весьма широко культивируемые в средневековье в черноземных районах Закамья Татарии, ранее являвшейся частью Волжской Булгарии (Туганаев, 1981), в южно-таежной подзоне Средней Камы имели более ограниченное распространение. Ячмень бутылковидный, ныне вымерший злак, и мак снотворный по своим хозяйственным признакам не могли иметь сколько-нибудь практического значения и должны быть отнесены к числу сопровождающих другие возделываемые культуры растений. Среднекамским земледельцам была известна и культура репы. Семена этого культурного растения в археологических материалах Среднего Поволжья и Предуралья обнаружены впервые. Из технических культур встречались конопля и лен. Семена последнего хотя и не найдены, но в археологических материалах нередко встречается одежда из льняной ткани, и культура льна, безусловно, должна была быть известна земледельцам Средней Камы.

Рожь мы отнесли к яровой форме потому, что она встречается в смеси с яровыми культурами (полба-двузернянка, ячмень, овес и другие). Яровая рожь, или ярица, до начала XX в. была обычной культурой на полях Средней Камы («Материалы по статистике. . .», 1893).

Представляют значительный интерес находки семян репы посевной. Возникает вопрос: каким образом семена этой двулетней культуры попали в обнаруженные зерновые смеси яровых хлебных культур? Объяснить этот необычный факт можно лишь тем, что репа в отдельные годы, в частности в годы с сильно холодной весной, может развиваться по типу яровых однолетних растений и давать семена. Это явление хорошо было известно удмуртским земледельцам, полагавшим, что репа иногда зацветает в год посева и становится «сурепкой» («арыкманлы берыктиське»). По-видимому, необычная смесь семян репы и хлебных яровых культур образовалась в год с холодной весной. В пользу такого предположения говорит и то обстоятельство, что в тех образцах, где встречаются семена репы, нет семян теплолюбивых культур, таких как оба вида пшениц, чечевица, просо и горох.

Среди семян культурных растений были семена 30 видов сорных растений (см. таблицу). Они определяются относительно легко, так как сохранились вполне удовлетворительно. Засоренность полей была высокой, и это подтвер-

ждается тем, что семян сорняков насчитывалось 30 и более на 1000 семян культурных растений. Преобладающее число семян (более 95 %) приходится на долю типичных эуагрофитов, по терминологии одного из авторов статьи (Туганаев, 1978), т. е. характерных сегетальных сорняков. В составе сорных компонентов агроценозов есть немало геми- и случайных агрофитов, таких как овсяница луговая, мятлик однолетний, сурепка обыкновенная, крапива двудомная, кульбаба осенняя и лютик ползучий. Присутствие таких не свойственных пашенным сообществам видов можно объяснить широким распространением в лесной зоне в прошлом подсечно-огневой системы земледелия, когда под посевы полевых культур освобождались лесные участки с помощью топора и огня и на такой «лядине» несколько лет подряд без особой обработки возделывались культурные растения. В этих условиях на второй год появлялись не только типичные сегетальные сорняки, но и апофиты, и степень засоренности усиливалась из года в год так быстро, что это служило одной из причин забрасывания полей (Куум, 1972).

На господство в земледелии того времени подсечно-огневой системы указывает также распространение таких культур, как карликовая пшеница и просо, которые в условиях южной тайги могли успешно пройти весь цикл развития лишь в случае посева их в теплую золу, что ускоряло развитие, особенно в начале вегетации (Краснов, 1971).

Таким образом, в конце 1-го и в начале 2-го тысячелетий территория Средней Камы представляла собой земледельчески хорошо освоенный район с господствующей подсечно-огневой формой земледелия. На полях преобладали полидоминантные агроценозы. Одновидовые посевы имели ограниченное распространение. Посевы отличались высокой засоренностью.

ЛИТЕРАТУРА

Клинген И. Н. Среди патриархов земледелия народов Ближнего и Дальнего Востока. М.: Сельхозгиз, 1960. 604 с. — *Краснов Ю. А.* Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. II тысячелетие до н. э. — 1-я половина I тысячелетия н. э. М.: Наука, 1971. 168 с. — *Куум Э. Х.* Развитие земледелия и растениеводства в Эстонии: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Тарту, 1972. 94 с. — *Материалы* по статистике Вятской губернии. Т. 8. Глазовский уезд, ч. 1. Вятка. 1893. 178 с. — *Прокопьев М. П.* Полба. Учен. зап. Удмурт. гос. пед. ин-та. Ижевск, 1954, вып. 1, с. 74—99. — *Рычков П.* Опыт Казанской истории древних и средних времен. СПб., 1767. 124 с. — *Туганаев В. В.* Классификация сегетальных сорняков по отношению к современной земледельческой культуре. — Экология, 1978, № 3, с. 87—88. — *Туганаев В. В.* Многовековая динамика агроценозов Волжско-Камского края. — В кн.: Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981, с. 42—51. — *Туганаев В. В., Ефимова Т. П.* Палеоагроэтноботанические исследования в бассейне р. Чепцы Удмуртской АССР (X—XIV вв. н. э.). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 561—564.

Удмуртский государственный университет.

Поступило 5 XII 1983.

УДК 631.175 : 582.475.4 : 581.524.44 (571.65) Бот. журн., т. 70, № 1

Т. М. Панченко

ПРОДУКТИВНОСТЬ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА В ФИТОЦЕНОЗАХ ЮГА МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

PANCHENKO T. M. DWARF SIBERIAN PINE PRODUCTIVITY IN THE PHYTOCOENOSES OF THE SOUTH OF MAGADAN DISTRICT

В сообществах юга Магаданской обл. максимальная фитомасса кедрового стланика (610 ц/га) образуется на открытом юго-восточном склоне, а под пологом лиственницы ее запасы снижаются до 76 и даже до 1 ц/га. Соотношение подземной и надземной фитомассы колеблется от 1 : 3 до 1 : 5. Хвоя составляет 48—69% общего годичного прироста. Зависимость массы фитоэлементов от диаметра ветвей выражена в виде уравнений параболы второй степени.

Кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel — одна из двух основных лесообразующих пород на Северо-Востоке СССР, занимает в Магаданской обл. более половины лесопокрытой площади (около 12 млн. га), является эдификатором разнообразных растительных сообществ, выполняет важные средообразующие функции, особенно на горных склонах, отличается высокой экологической пластичностью.

При заготовке древесины лиственницы стланик, растущий в ее подлеске, может быть объектом и промышленного использования (Панченко, Раевских, 1981). В первую очередь представляет интерес хвоя стланика как сырье для производства хвойно-витаминной муки, необходимой для северного животноводства и оленеводства. Однако запасы органической массы кедрового стланика изучены далеко недостаточно и в пределах Магаданской обл. оцениваются только в кубометрах древесины. В Магаданском лесоустройстве запасы ликвидной древесины стланика старше 81 года (возраст, с которого допускается рубка) определяются в кубических метрах на гектар по таблице в зависимости от средней длины ветвей (Стариков, 1958). Масса хвои до настоящего времени не учитывается.

Данные по биологической продуктивности кедрового стланика в других зонах также малочисленны и получены только в северном Прибайкалье и Японии. Это объясняется, вероятно, тем, что изучение популяций кедрового стланика затруднено особенностями их структуры, и прежде всего из-за стелющейся жизненной формы.

В данной статье представлены результаты изучения запасов и структуры органической массы кедрового стланика в 1973—1979 гг. в некоторых фитоценозах Магаданской обл.

Природные условия и объект исследования

Работа выполнена на юге Магаданской обл. в 7 сообществах кедрового стланика, представляющих 2 экологических ряда, образованных по признаку высотной поясности (стационар Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР «Снежная долина») и разной удаленности от русла реки (стационар Магаданской лесной опытной станции ДальНИИЛХ «Нараули»), расположенные на одной широте. Район исследований находится в зоне климата хвойных лесов. Зона эта прерывиста и охватывает лишь долины некоторых рек, наиболее защищенные от действия ветров и удаленные от холодного моря. Для основной же части территории области характерен климат тундры и лесотундры (Григорьев, Будыко, 1959).

Средняя продолжительность периода вегетации 120 дней, число дней с температурой воздуха выше 0° — 153, выше 5 — 114, выше 10 — 63. Положительная среднемесячная температура отмечается с мая по сентябрь, наиболее теплый месяц — июль. Годовая сумма атмосферных осадков — 514 мм.

Кедровник бруснично-зеленомошный с лиственницей, расположенный у подножия юго-восточного склона, где условия благоприятны для роста последней, более характерен для северотаежной зоны, а кедровники с лиственницей багульниково-брусничный и багульниково-лишайниковый, растущие на склоне, в которых лиственница находится на стадии отмирания, — для лесотундровой зоны. Все фитоценозы на склоне вторичные, так как 30—40 лет назад подверглись выборочной рубке лиственницы.

Эффект высотной поясности проявляется летом в некотором повышении средних дневных и ночных температур воздуха, снижении амплитуды температур, большем прогревании почвенного слоя, снижении влажности почвы, значительном усилении ветра при повышении уровня местообитания. Зимой для верхней части склона характерна наименьшая глубина снежного покрова (табл. 1). Ухудшение среды обитания стланика при повышении гипсометрического уровня связано главным образом с усилением ветров и уменьшением глубины снежного покрова.

Кедровый стланик в фитоценозах второго экологического ряда образует подлесок в лиственничниках различной полноты и сомкнутости (табл. 2). Лиственничники, расположенные ближе всего к руслу реки, наиболее производи-

ТАБЛИЦА 1

Экологическая характеристика популяций кедрового стланика на юго-восточном склоне

Характеристика популяции и местообитания	Кедровники с лиственницей		
	бруснично-зеленомошный	багульниково-брусничный	багульниково-лишайниковый
	№ участка		
	1	2	3
Средняя высота полога, м	2.5	2.2	0.5
Средняя длина ветвей, м	2.8	3.0	1.4
Сомкнутость крон, %	53	69	50
Средний возраст популяции, годы	80—100	180—200	200
Положение на склоне	Подножие	Нижняя часть	Верхняя часть
Высота над уровнем моря, м	240	266	390
Крутизна склона, град.	6	26	10
Глубина снежного покрова 12 V 1978, см	150	97	38
Скорость ветра 12 VI 1960, м/с			
над почвой	0.3	—	1.0
над пологом стланика	0.5	—	2.1

Примечание. Тире означает отсутствие данных.

ТАБЛИЦА 2

Экологическая характеристика популяций кедрового стланика в долинных фитоценозах

Характеристика популяции и местообитания	Лиственничники			
	разнотравно-хвощовый	зеленомошно-брусничный	бруснично-лишайниковый	осоково-сфагновый
	с подлеском из кедрового стланика			
	№ участка			
	4	5	6	7
Средняя высота полога, м	1.7	1.7	1.4	0.8
Средняя длина ветвей, м	2.2	2.0	1.7	1.1
Сомкнутость крон, %	8	44	44	2
Средний возраст популяции, годы	40	54	35	48
Удаленность от реки, км	0.2	0.4—0.5	0.7—0.9	1.2—1.5
Сомкнутость крон лиственницы, %	60	50	40	10
Класс бонитета лиственницы	III	IV	Va	Vб

тельны (III—IV классы бонитета), что несомненно связано с более благоприятными микроклиматическими и почвенными условиями. Наименее продуктивен (Vб класс бонитета) редкостойный осоково-сфагновый лиственничник, угнетенность которого связана с переувлажненностью почвенного слоя и присутствием мерзлоты.

Методика

Учетные работы на пробных площадях проводили методами, общепринятыми в лесной таксации (Третьяков и др., 1952; Анучин, 1960).

Размер участков, на которых определяли фитомассу стланика, количество его ветвей и стволов, [1] даны ниже.

[1] Ствол — лежащая на земле, иногда скрытая в напочвенном покрове часть стебля между шейкой корня и началом ветвления.

№ участка	1	2	3	4	5	6	7
Площадь пересчета, га	0.04	0.04	0.04	0.5	0.08	0.1	0.5
Число ветвей (числитель) и стволов (знаменатель), шт.	283/79	247/100	459/44	350/0	470/0	720/0	135/0

При определении запасов фитомассы и продуктивности стланика учитывали основные выводы, сформулированные при проведении подобных работ в прямоствольных древостоях и кустарниковых сообществах (Whittaker, 1961; Ремезов и др., 1963; Молчанов, Смирнов, 1967; Поздняков, 1967; Родин и др., 1968; Слемнев, 1969; Аткин, 1974; Уткин, 1975; Базилевич и др., 1978; Семечкина, 1978). Они касаются сравнения различных методов определения фитомассы с эталонным методом сплошного учета. Так, исследования М. Г. Семечкиной (1978) в двух типах сосняков (молодом и приспевающем) показали, что использование пяти деревьев разной толщины дает точность при определении веса стволов 4, ветвей — 9, хвои — 8, всей надземной фитомассы — 4 %. Исследованиями в 20-летнем сосновом древостое (Аткин, 1974) установлено, что оптимальным является метод ступенчатого представительства моделей с использованием 6—13 деревьев, дающий ошибку не больше 10 %. При оценке запасов фитомассы и продуктивности различных кустарниковых сообществ (Whittaker, 1961) 4—5 %-ная точность обеспечивалась 10 модельными образцами. Н. Н. Слемнев установил (1969), что закладка пробных площадей в фитоценозах одного экологического ряда позволяет строить общие графики зависимости фитомассы от толщины деревьев. Сходные выводы сделал Т. Satoo (1965), изучая зависимость массы листвы от среднего диаметра ствола в искусственных древесных насаждениях в близких климатических условиях.

Анализируя вышесказанное, мы пришли к выводу о возможности использования в качестве основного и близкого по результатам к эталонному метода модельных ветвей разных ступеней толщины (без дополнительного сравнения с методом сплошного учета), а также о возможности характеристики популяции одного экологического ряда с помощью общей выборки моделей.

В каждой из 7 популяций стланика было срублено 4—5 ветвей разного диаметра, так что в 3 популяциях на склоне образовалась выборка из 14 модельных ветвей, а в 4 в подлеске лиственничников — из 20. Срубленные ветви делили на фитоэлементы (фракции): скелетные части, побеги без хвои (в том числе текущего года), хвоя (в том числе текущего года), отмершие части. Фитомассу корней определяли методом сплошной раскопки. Устанавливали сырой вес каждой фракции, естественную влажность, затем производили перерасчет на абсолютно сухой вес.

ТАБЛИЦА 3

Уравнения зависимости массы фитоэлементов от диаметра ветви в разных группах популяций кедрового стланика (X — диаметр ветви, см; Y — масса фитоэлементов, г)

Фитоэлементы	Объем выборки	Уравнения	η
Вся хвоя	14 *	$Y=224.2-74.9X+15.4X^2$	0.91
	20 **	$Y=-154.6+114.2X+0.25X^2$	0.93
	34 ***	$Y=-90.9+70.5X+3.3X^2$	0.90
Хвоя текущего года	14	$Y=29.0-7.7X+2.5X^2$	0.89
	20	$Y=-29.6+23.3X-0.6X^2$	0.89
	34	$Y=-16.6+13.6X+0.5X^2$	0.89
Все побеги	14	$Y=163.1-71.9X+8.7X^2$	0.90
	20	$Y=-47.5+36.2X-1.3X^2$	0.89
	34	$Y=-5.5+5.6X+1.8X^2$	0.82
Скелет	14	$Y=5940-2757X+344X^2$	0.92
	20	$Y=690-667X+168X^2$	0.98
	34	$Y=1313-998X+200X^2$	0.94

* Число моделей в трех популяциях на склоне.
** Число моделей в четырех популяциях стланика в подлеске.
*** Общее число моделей в семи популяциях.

Вычисление корреляционного отношения η, характеризующего зависимость веса фитоэлементов от диаметра ветвей, ошибки корреляционного отношения m_η и критерия Фишера, равного η^2/m_{η^2} (Зайцев, 1973; Карманова, 1976), показало высокую (на доверительном уровне не ниже 99 %) достоверность этой зависимости в каждом экологическом ряду и в общем для всех изученных популяций, несмотря на большую разницу в возрасте и экологических условиях. Обработка данных на ЭВМ «Наири-С» позволила представить зависимость веса фитоэлементов от диаметра ветвей в виде уравнений регрессии. Приемлемость этих уравнений оценивали по наибольшим величинам корреляционных отношений, характеризующих тесноту связи между истинными и вычисленными значениями веса фитоэлементов. Наиболее приемлемыми оказались уравнения параболы второй и третьей степеней. В данной работе были использованы уравнения параболы второй степени (табл. 3) из соображений не только наибольшей вероятности совпадения вычисленных по ним значений фитомассы с реальными (корреляционные отношения для выборок, объем которых равен 14 и 20, находятся в пределах 0.89—0.98), но и простоты применения. По этим уравнениям был рассчитан вес различных фитоэлементов ветвей всех ступеней толщины, затем найденный вес умножали на число ветвей каждой ступени, полученные результаты суммировали. В каждом экологическом ряду популяций применяли свои уравнения связи, но были рассчитаны и использованы также общие для всех изученных популяций регрессионные зависимости.

Надземную фитомассу без стволов в кедровниках на склоне определяли и другими методами: по средней ветви, выбранной в натуре; по средней расчетной ветви и общим уравнениям регрессии (диаметр средней для популяции ветви подставляли в уравнения, рассчитанные значения фитомассы умножали на общее число ветвей в популяции); по объемам крон в разных слоях полога 0.3—0.5-метровой толщины на участках площадью 50 м^2 и контрольным соотношениям между объемом кроны и массой фитоэлементов в этих же слоях.

Массу стволов в популяциях на склоне рассчитывали через объем и плотность древесины. Исходные размеры (длина и диаметры) среднего ствола вычисляли по данным перечета, объем — по формуле объема усеченного конуса. Плотность древесины вместе с корой определяли высушиванием до постоянного веса небольших отрезков ветвей (от 20 до 70 г), их последующим парафинированием и установлением объема по вытесненной жидкости. Масса ветвей и стволов, образующих отпад, была найдена по данным сплошного перечета на пробных площадях так же, как и масса живых фитоэлементов.

Средний годичный прирост органической массы вычисляли как сумму приростов всех органов (надземных и подземных). Прирост хвои приравнивали к весу хвои текущего года, прирост побегов — к весу однолетних побегов. Средний прирост элементов скелета определяли методом, используемым в аналогичных работах для кустарников и ветвей в кронах деревьев, как отношение массы скелета к возрасту ветвей (Whittaker, 1965; Уткин, Дылис, 1966; Уткин, 1975; «Структура и продуктивность. . .», 1973; Базилевич и др., 1978). Средний прирост корней был рассчитан как величина, пропорциональная их общей массе и приросту фитомассы в надземной части, по формуле

$$Z_к = Z_в \frac{к}{в},$$

где $Z_к$ — прирост корней, $Z_в$ — прирост ветвей, к/в — отношение массы корней к массе ветвей (Whittaker, 1961; Базилевич и др., 1978). Общий годичный прирост в популяциях был найден суммированием фактически установленного текущего прироста хвои и побегов и вычисленного среднего прироста надземного скелета и корней.

Средний возраст кедрового стланика в подлеске оценивали как величину, пропорциональную доле ветвей разного диаметра (Анучин, 1960). Для этого подсчитывали годичные кольца на срезах у основания 5 ветвей разного диаметра и число ветвей в каждой 1-сантиметровой ступени толщины. Определению возраста кедровников на склоне предшествовала сплошная раскопка подземной части стволов и корней для обнажения корневых шеек отдельных особей на

участке площадью 100 м². Затем у корневых шеек 10 особей выпиливали срезы для подсчета годичных колец. Возраст популяции кедрового стланика рассчитывали как среднее арифметическое из 10 определений.[2]

Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ фитомассы в кедровниках на склоне (табл. 4) затрудняется их разным возрастом, влияние которого накладывается на эффект высотной поясности. Для облегчения задачи кедровники сравниваются попарно. Общая живая фитомасса стланика в кедровнике бруснично-зеленомошном несколько меньше, чем в багульниково-брусничном (соответственно 500 и 610 ц/га). Второй фитоценоз находится в менее благоприятных микроклиматических условиях, но стланик там в 2 раза старше по возрасту и более сомкнут; для него характерен высокий отпад: отмершая фитомасса составляет 25 % общей живой, что в 5 раз выше, чем в кедровнике бруснично-зеленомошном. Повышенный отпад можно рассматривать как результат более старого возраста, но одновременно и как свидетельство менее благоприятных условий. Доля скелета ветвей (56 %) и хвои (5—6 %) почти одинакова, но масса стволов в кедровнике багульниково-брусничном примерно в 2 раза больше, за счет чего общая доля скелета (стволы+ветви) выше, чем в кедровнике бруснично-зеленомошном: соответственно 76 и 70 %. Увеличение массы и доли стволов можно объяснить более высоким возрастом популяции. Доля корней в багульниково-брусничном кедровнике (18 %) меньше, чем в бруснично-зеленомошном (22 %).

ТАБЛИЦА 4

Запасы и годичный прирост фитомассы кедрового стланика в ассоциациях на склоне (ц/га абсолютно сухого органического вещества — числитель и процент от общей живой фитомассы — знаменатель)

Фитоэлемент	Запас			Прирост		
	№ фитоценоза					
	1	2	3	1	2	3
Хвоя	31.0 / 6.2	32.0 / 5.2	21.0 / 9.2	6.14 / 48.4	6.10 / 57.7	3.35 / 69.0
Побеги	6.5 / 1.3	6.8 / 1.1	1.2 / 0.5	1.39 / 10.9	1.43 / 13.5	0.48 / 9.9
Ветви	280.0 / 55.7	340.0 / 55.7	150.0 / 65.7	3.12 / 24.6	1.81 / 17.1	0.75 / 15.4
Стволы	74.0 / 14.8	122.0 / 20.0	4.6 / 2.0	0.82 / 6.5	0.65 / 6.2	0.02 / 0.4
Живая надземная фитомасса	391.5 / 78.0	500.8 / 82.0	176.8 / 77.4	11.47 / 90.4	9.99 / 94.5	4.60 / 94.7
Корни	110.0 / 22.0	110.0 / 18.0	52.0 / 22.6	1.22 / 9.6	0.58 / 5.5	0.26 / 5.3
Общая живая фитомасса	501.5 / 100	610.8 / 100	228.8 / 100	12.69 / 100	10.57 / 100	4.86 / 100
Отмершие фитоэлементы на живых ветвях	22.0	17.0	8.5			
Отпад,* в том числе	6.6	137.0	15.0			
ветви	5.6	133.0	15.0			
стволы	1.0	4.0	—			
Общая отмершая фитомасса	28.6	154.0	23.5			

* За время, равное возрасту популяции.

[2] Работа выполнена А. И. Нестеренко.

В общем различия в запасах и структуре фитомассы стланика в этих двух сообществах определяются разницей условий обитания, возраста и сомкнутости.

Багульниково-брусничный и багульниково-лишайниковый кедровники имеют примерно одинаковый возраст, но второй находится в менее благоприятных микроклиматических условиях и, кроме того, менее сомкнут. Следствие таких изменений — снижение общей фитомассы почти в 3 раза. Доля хвои при ухудшении условий повышается с 5 до 9 %, скелета (стволов и ветвей) снижается с 76 до 68 %, но при этом доля ветвей возрастает, а стволов значительно уменьшается. Доля корней в багульниково-лишайниковом кедровнике больше, чем в багульниково-брусничном: соответственно 23 и 18 %.

Общий годичный прирост в бруснично-зеленомошном, багульниково-брусничном и багульниково-лишайниковом кедровниках составляет соответственно 41, 33 и 23 % от массы хвои, а прирост только хвои и побегов — 24, 23 и 18 %. Доля прироста хвои в общем приросте возрастает при повышении уровня местообитания: 48, 58, 69 %.

Эффект высотной поясности проявляется в снижении запасов фитомассы и общего годичного прироста и изменении их структуры, главным образом увеличении доли хвои. Эти изменения, сопряженные с резким угнетением кедрового стланика при повышении уровня местообитания: приобретением им стелющейся формы, уменьшением высоты зарослей, обусловлены в основном уменьшением глубины снежного покрова и усилением ветра.

Продуктивность исследованных нами популяций кедрового стланика даже в самых благоприятных условиях находится на нижнем пределе возможностей этого вида (Shidei, 1963; Моложников, 1975).

По 10-балльной шкале оценки продуктивности (Базилевич, Родин, 1971) фитомассу кедрового стланика в фитоценозах на склоне можно примерно оценить баллом 5, соответствующим возможностям редколесий и криволесий лесотундры (25—50 т/га), и даже баллом 6, характерным для темнохвойных и светлохвойных лесов северной тайги, в которых накапливается 50—150 т/га. Структура органической массы стланика также имеет черты, характерные для лесных фитоценозов, что прежде всего выражается в соотношении ее надземных (77—82 %) и подземных (18—23 %) фитоэлементов. Тундровые фитоценозы, образующие 20—25 т/га, менее продуктивны (балл 4), но отличаются более высоким удельным весом подземной фракции: 85—90 %.

Кедровый стланик в подлеске лиственничников в большинстве случаев сильно затенен. В наиболее сомкнутых участках леса относительная освещенность над его кронами равна 14—30 %. Кроме того, стланик в подлеске значительно моложе, чем на склоне, его средний возраст 35—54 года (хотя колебания возраста отдельных экземпляров намного превышают пределы одного класса возраста), поэтому образуемая им фитомасса намного меньше, чем в кедровниках на склоне, а стволы отсутствуют. На первое место по продуктивности можно поставить кедровый стланик в подлеске зеленомошно-брусничного лиственничника (табл. 5). В подлеске менее сомкнутого бруснично-лишайникового лиственничника стланик в 1.5 раза моложе и образует органическую массу примерно в 2 раза меньше. В разнотравно-хвощевом лиственничнике кедровый стланик развит слабо, но не угнетен: несмотря на более молодой возраст, чем в зеленомошно-брусничном лиственничнике, его ветви имеют почти такие же размеры. В осоково-сфагновом лиственничнике стланик развит еще хуже и к тому же угнетен, хотя почти не затенен древостоем.

Доля хвои в живой фитомассе кедровостланикового подлеска составляет 10—17 %, прослеживается ее обратная зависимость от возраста. Доля корней равна 13—25 %, ниже всего она в осоково-сфагновом лиственничнике, вероятно, за счет переувлажненности корнеобитаемого слоя. Доля подземной фракции лиственных кустарников в подлеске этих же лиственничников оказалась намного больше: у *Betula middendorffii* Trautv. et Mey.— 41—56, *Rosa dahurica* Pall. — 59—65, *Lonicera edulis* Turcz. — 78%. Кедровый стланик по соотношению надземной и подземной органической массы принципиально отличается от растущих вместе с ним лиственных кустарников, что, по-видимому, свидетельствует о его более высокой выносливости.

ТАБЛИЦА 5

Запасы и годичный прирост фитомассы кедрового стланика в подлеске лиственничников (ц/га абсолютно сухого органического вещества — числитель и процент от общей живой фитомассы — знаменатель)

Фитоэлемент	Запас				Прирост			
	№ Фитоценоза							
	4	5	6	7	4	5	6	7
Хвоя	1.00 / 15.9	10.10 / 13.2	5.50 / 17.4	0.12 / 10.3	0.18 / 51.5	1.59 / 50.6	1.06 / 53.8	0.026 / 51.0
Побеги	0.24 / 3.8	2.34 / 3.1	1.44 / 4.5	0.04 / 3.4	0.04 / 11.4	0.37 / 11.8	0.20 / 10.2	0.004 / 7.8
Ветви	3.58 / 56.7	44.91 / 58.7	18.62 / 58.7	0.85 / 73.4	0.09 / 25.7	0.83 / 26.5	0.53 / 26.9	0.018 / 35.3
Живая надземная фитомасса	4.82 / 76.4	57.35 / 75.0	25.56 / 80.6	1.01 / 87.1	0.31 / 88.6	2.79 / 88.9	1.79 / 90.9	0.048 / 94.1
Корни	1.49 / 23.6	19.19 / 25.0	6.14 / 19.4	0.15 / 12.9	0.04 / 11.4	0.35 / 11.1	0.18 / 9.1	0.003 / 5.9
Общая живая фитомасса	6.31 / 100	76.49 / 100	31.70 / 100	1.16 / 100	0.35 / 100	3.14 / 100	1.97 / 100	0.051 / 100
Отмершие фитоэлементы	0.10	1.23	0.57	0.02				

Общий годичный прирост стланика в подлеске равен 31—42, а прирост только хвои и побегов — 20—25 % от массы хвои. Доля прироста хвои в общем приросте — 51—54 %.

Общий годичный прирост во всех исследованных популяциях стланика колеблется от 23 до 42 %. В более благоприятных климатических условиях отношение годичного прироста к общей ассимилирующей массе значительно выше как у кедрового стланика, так и у других хвойных и лиственных пород. В южнотаежных ельниках избыточного ряда увлажнения оно равно 44—54 % (Алексеев, 1975), в альпийском поясе о. Хоккайдо этот показатель для кедрового стланика равен 73 (Shidei, 1963), в сосняках Ленинградской обл. — 102—138 (Слемнев, 1969), в широколиственных лесах Японии — 320, а для быстрорастущего вида *Populus davidiana* Dode — 564 % (Satoo, 1965, цит. по: Вознесенский, 1977).

Доля прироста хвои в общем приросте всех исследованных популяций кедрового стланика составляет 48—69 %. Это высокие величины при сравнении их с аналогичными для других древесных пород в более благоприятных местообитаниях. Так, в альпийском поясе о. Хоккайдо (Shidei, 1963) прирост хвои кедрового стланика равен 44 % общего годичного прироста; в сосняках разной полноты в Ленинградской обл. (Слемнев, 1969) он еще ниже — 25—30 %. Формирование скелетных элементов кедрового стланика в суровых условиях Северо-Востока СССР значительно замедлено. Материалы лесной таксации, литературные данные (Алексеев, 1975) свидетельствуют о сходных изменениях соотношения массы разных органов и их приростов у древесных пород в неодинаковых условиях: при ухудшении условий относительные масса и прирост древесины закономерно снижаются, масса и прирост хвои возрастают.

Точность и приемлемость методов определения фитомассы стланика оценены сравнением трех из применявшихся в нашей работе методов (по средней ветви в натуре, по средней расчетной ветви и общим уравнениям связи, по объемам крон) с четвертым — методом ступенчатого представительства с применением уравнений связи для каждого экологического ряда, который уже упоминался как наиболее точный при определении надземной фитомассы в прямоствольных древесных насаждениях (Аткин, 1974; Семечкина, 1978, и др.) и был использован нами в качестве эталонного. Сравнение показало, что ни один из мето-

дов не дает какого-то постоянного завышения либо занижения. Взаимные отклонения имеют более или менее случайный характер. Наиболее близкие результаты получены методами ступенчатого представительства и по объемам крон: расхождения при определении массы хвои составляют 9—30, скелета — 26—54, живой надземной фитомассы — 23—45 %. К наибольшим отклонениям от результатов определения фитомассы по ступеням толщины приводит использование средней расчетной ветви и общих уравнений связи: расхождения для хвои равны 0—35, скелета — 25—121, живой надземной фитомассы — 26—84 %. Самые близкие результаты получены всеми методами на всех участках при определении общего запаса хвои (максимальное расхождение не превышает 35 %), а также при определении массы всех фитоэлементов стланика в кедровнике багульниково-брусничном.

Для оценки возможности применения общих уравнений связи рассчитанные по ним запасы хвои и скелета во всех популяциях стланика сравнивались с результатами расчетов по частным уравнениям (для одного экологического ряда). Сравнение показало, что расхождения в оценке запаса хвои не превышают 16, а при оценке массы скелета колеблются в пределах 1—63 %, достигая наибольших значений (37—63 %) в тех популяциях стланика (кедровнике с лиственницей багульниково-лишайниковом, кедровостланиковом подлеске в лиственничниках бруснично-лишайниковом и осоково-сфагновом), где средняя длина ветвей минимальна и соответственно равна 1.4, 1.7, 1.1 м. Для остальных популяций, в которых средняя длина ветвей кедрового стланика равна 2 м и больше, расхождения в оценке массы скелета этими двумя способами не превышают 10 %.

Погрешность не более 16 % свидетельствует о наличии сходных закономерностей образования и распределения органической массы, особенно хвои, в популяциях двух различных экологических рядов и, следовательно, подтверждает возможность объединения двух различных частных выборок в одну общую и применения общих уравнений регрессии. Однако при оценке массы скелета область применения этих уравнений должна быть ограничена такими популяциями стланика, в которых средняя длина ветвей превышает 2 м. Этот наш вывод согласуется с выводами И. В. Кармановой (1976) о более высокой точности расчетов фитомассы по уравнениям регрессии в популяциях, состоящих из более крупных растений.

В заключение можно сделать следующие выводы.

В наиболее благоприятных микроклиматических условиях у подножия и в нижней части склона стланик, не затененный лиственницей, накапливает от 500 до 610 ц/га живой органической массы. В долинных лиственничниках фитомасса стланика не превышает 76 ц/га даже тогда, когда он играет роль соэдификатора.

Соотношение подземной и надземной фракций варьирует в пределах 1 : 3—1 : 5, что характерно для лесных фитоценозов (Базилевич, Родин, 1971). Этим кедровый стланик принципиально отличается от лиственных кустарников, растущих в тех же условиях, но сосредоточивающих под землей от 40 до 80 % всей фитомассы.

Низкая интенсивность накопления органического вещества и замедленное формирование элементов скелета отличают кедровый стланик в районе исследования от стланика и других древесных пород в более благоприятных климатических условиях.

Запасы надземной фитомассы в популяциях кедрового стланика, сходных с изученными нами, рекомендуется оценивать с помощью рассчитанных уравнений регрессии (для соответствующего экологического ряда). В случае использования общих для обоих экологических рядов уравнений связи необходимо ограничивать область их применения такими популяциями, в которых средняя длина ветвей превышает 2 м.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с. — *Анучин Н. П.* Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1960. 512 с. — *Аткин А. С.* О точности учета различных фракций фитомассы в сосновых молодняках. — В кн.: Леса и древесные породы северного Казахстана. Л.: Наука, 1974, с. 57—62. — *Базилевич Н. И., Родин Л. Е.* Продуктивность и круго-

ворот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР). — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 5—32. — *Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В. и др.* Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1978. 183 с. — *Вознесенский В. Л.* Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л.: Наука, 1977. 256 с. — *Григорьев А. А., Будыко М. И.* Классификация климатов СССР. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1959, № 3, с. 3—18. — *Зайцев Г. Н.* Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с. — *Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 222 с. — *Моложников В. Н.* Кедровый стланик горных ландшафтов северного Прибайкалья. М.: Наука, 1975. 203 с. — *Молчанов А. А., Смирнов В. В.* Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 95 с. — *Панченко Т. М., Раевских В. М.* О рациональном использовании кедрового стланика. — Растит. ресурсы, 1981, т. 17, вып. 4, с. 506—508. — *Поздняков Л. К.* Элементы биологической продуктивности светлохвойных лесов Якутии. — Лесоведение, 1967, № 6, с. 36—42. — *Ремезов Н. П., Родин Л. Е., Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота надземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 6, с. 869—877. — *Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 143 с. — *Семечкина М. Г.* Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 166 с. — *Слемнев Н. Н.* Прирост фитомассы и фотосинтез хвои в сосновых древостоях различных полнот и типов леса: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Л., 1969. 20 с. — *Стариков Г. Ф.* Леса Магаданской области. Магадан: Кн. изд-во, 1958. 223 с. — *Структура* и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1973. 312 с. — *Третьяков Н. П., Горский П. В., Самойлович Г. Г.* Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 858 с. — *Уткин А. И.* Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты). — В кн.: Лесоведение и лесоводство, т. 1. М.: Наука, 1975, с. 9—189. — *Уткин А. И., Дылис Н. В.* Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 71, вып. 6, с. 79—91. — *Satoo T.* Further notes on the method of estimation of the amount of leaves of forest stands. — J. Japan Forest Soc., 1965, vol. 47, N 5, p. 185—189. — *Shidei T.* Productivity of Haimatsu (*Pinus pumila*) community growing in alpine zone of Tateyama-Range. — J. Japan Forest Soc., 1963, vol. 45, N 1, p. 169—173. — *Whittaker R. H.* Estimation of net primary production of forest and shrub communities. — Ecology, 1961, vol. 42, N 1, p. 177—180. — *Whittaker R. H.* Branch dimensions and estimation of branch production. — Ecology, 1965, vol. 46, N 3, p. 365—370.

Житомирский
государственный педагогический институт.

Получено 12 V 1983.

УДК 576.312.37 : 582 : 635.965.285.3

Бот. журн., т. 70, № 1

Л. И. Вахтина, Г. Л. Кудряшова

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕКЦИИ *CODONOPRASUM* РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

VAKHTINA L. I., KUDRYASHOVA G. L. KARYOSYSTEMATIC STUDY IN SOME SPECIES OF THE SECTION *CODONOPRASUM* OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*)

Представлены результаты цитосистематического исследования некоторых видов родства *Allium oleraceum* (типовая подсекция секции *Codonoprasum*) в пределах СССР. Отмечен большой полиморфизм исследованных видов по ряду морфологических признаков. Уточнены объем и границы изменчивости этих видов. Изучены хромосомы соматических наборов 4 видов: *Allium paniculatum* и *A. kunthianum* представлены диплоидными и тетраплоидными популяциями с x=8; *A. oleraceum* — тетраплоидными и пентаплоидными популяциями с x=8; *A. rupestre*, изученный кариологически впервые, — триплоидной и тетраплоидной популяциями с x=7. Все изученные виды являются чрезвычайно полиморфными по кариологическим признакам: наличие добавочных хромосом, размеры спутников, число спутничных хромосом на набор.

В секцию *Codonoprasum* Koch (секции *Macrospatha* G. Don fil., *Haplostemon* (Boiss.) Halácsy) входят виды разной степени родства, поэтому систематики рода *Allium* L. принимают ее в различном объеме (Введенский, 1935; Омельчук, 1962б; Омельчук-Мякушко, 1976; Wendelbo, 1971; Чешмеджиев, 1972; Камелин, 1973; Чолокашвили, 1975; Stearn, 1978). В последнее время авторы, стремясь

выделить группы близкородственных видов, разделяют эту секцию на подсекции (Чешмеджиев, 1972; Камелин, 1973), ряды (Омельчук, 1962б; Омельчук-Мякушко, 1976) или ограничивают число видов в секции, оставляя в ней только виды близкого родства: например P. Wendelbo (1971), Н. Б. Чолокашвили (1975) включают в эту секцию лишь виды с длинным покрывалом (группа родства *A. oleraceum* L. — лектотипа секции). Мы исследовали виды подсекции *Codoprasum* — собственно группу родства *A. oleraceum* на территории СССР.

Во «Флоре СССР» А. И. Введенский (1935) приводит 5 видов, близких к *A. oleraceum*: *A. paniculatum* L., *A. lenkoranicum* Miscz. ex Grossh., *A. karsianum* Fomin, *A. kunthianum* Vved., *A. rupestre Stev.* В дальнейшем к ним прибавляют европейский вид *A. podolicum* (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Racib. (Бордзиловськнй, 1950; Омельчук, 1962а, б; Омельчук-Мякушко, 1976, 1979) и европейско-азиатский *A. praescissum* Reichenb. (Ворошилов, 1947; Павлов, Поляков, 1958; Омельчук, 1962а, б; Омельчук-Мякушко, 1976, 1979; Введенский, 1971). Эти виды соответственно приняты в региональных флорах и определителях Советского Союза (Гроссгейм, 1928, 1940; Колаковский, 1938; Станков, Талиев, 1949; Дмитриева, 1960; Маевский, 1964; Косенко, 1970; Привалова, 1972; Чолокашвили, 1975; Галушко, 1978; Цаголова, 1979). Для различения перечисленных близких видов использованы следующие признаки: 1) длина цветоножек (относительная и абсолютная); 2) длина тычинок относительно листочков околоцветника; 3) наличие шероховатого опушения на стебле и влагалищах листьев; 4) относительная длина листьев; 5) форма, размеры, окраска листочков околоцветника, в том числе окраска жилки листочков околоцветника; 6) наличие или отсутствие луковичек в соцветии.

Из указанных признаков первые пять варьируют в довольно широких пределах, обусловливая значительный полиморфизм этой группы и в некоторых случаях — отсутствие границ между перечисленными видами, а в соответствии с этим — и разные взгляды авторов на объем видов и их географическую приуроченность. Относительно последнего признака следует заметить, что луковички в соцветии у лука — признак биологический, часто связанный с плоидностью растения, с нарушениями в сфере генеративного размножения. Появление луковичек в соцветии наблюдается у многих видов лука из разных подродов и секций, и хотя признак этот очень удобный, использовать его при различении видов можно только как дополнительный.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили собственные сборы, а также сборы сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) Т. Н. Поповой, О. И. Захарьевой и В. С. Чупова, которым мы приносим искреннюю благодарность.

Мы имели возможность изучить эти виды в природе или в Ботаническом саду БИНа, где они были высажены. Материалом для их изучения послужили также гербарные коллекции ботанических институтов в Ленинграде (LE), Тбилиси (TBI), Ереване (ERE).

Для кариологического исследования луковицы растений, собранных в естественных местообитаниях, выращивали в оранжерее БИНа. Методика приготовления препаратов была описана ранее (Вахтина, Кудряшова, 1977). От каждой природной популяции исследовано 4—12 луковиц. Мы изучили 8 популяций, отнесенных к *A. paniculatum*. Все они оказались кариотипически различными, поэтому мы приводим описание хромосомных наборов всех изученных популяций этого вида. Мы исследовали также кариотипы четырех популяций *A. kunthianum*, двух популяций *A. rupestre* и двух популяций *A. oleraceum*. Невозможность идентификации хромосом в пределах кариотипа, а также сильная изменчивость кариотипа между популяциями одного и того же вида не позволили нам построить кариограммы для вида, поэтому мы приводим рисунки конкретных метафазных пластинок для каждой популяции. Числовые характеристики также относятся к конкретным пластинкам, а не являются средними нескольких измерений.

Результаты исследования

A. oleraceum L. 1753, Sp. Pl.: 299; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 205; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 269.

Все авторы основной отличительной особенностью этого вида считают наличие луковичек в соцветии и беловатую окраску околоцветника. На основании этих признаков *A. oleraceum* приводится почти для всей Европы, в некоторых сводках — и для Предкавказья (Введенский, 1935; Бордзиловський, 1950; Омельчук-Мякушко, 1979), т. е. примерно для тех же районов, что и *A. paniculatum*. Просмотр гербария этого вида по всему указанному ареалу и знакомство с живыми растениями из Ленинградской обл. показали, что растения, относимые к *A. oleraceum* по наличию луковичек в соцветии, из разных частей ареала значительно отличаются друг от друга и соответственно от *A. paniculatum* по другим морфологическим признакам. В северных областях европейской части СССР, где распространен только *A. oleraceum* (*A. paniculatum* сюда не доходит), он представлен значительно более крупными растениями. Отличительная их особенность, кроме того, — темно-красная, почти фиолетовая окраска листочков околоцветника. Начиная от Белоруссии и далее на юг растения, относимые к *A. oleraceum*, представляют собой по всем признакам типичный *A. paniculatum*, за исключением луковичек в соцветии.

Кариологически был изучен материал из двух пунктов, растения которых фенотипически не различались. Можно отметить только, что экземпляры из Ленинградской обл. более крупные.

1. Ленинградская обл., окр. пос. Можайское, склоны холмов по дороге к колхозному полю, № 812, 30 VII 1981, Л. И. Вахтина.

$2n=5x=40$. Хромосомный набор пентаплоида состоит из метацентрических-субметацентрических хромосом величиной от 12.2 до 5.8 мкм (рис. 1, *а*). Мы обнаружили 5 спутничных хромосом, две из них (метацентрические), вероятно, гомологичны, остальные три различаются величиной и положением центромеры. Спутник у всех точечного типа.

2. Латвийская ССР, окр. г. Кандава, справа от шоссе Кандава—Кулдига, сырой луг на склоне холма, 5 VII 1981, Л. И. Вахтина.

$2n=4x=32$. Хромосомный набор тетраплоида состоит из метацентрических-субметацентрических хромосом, длина которых от 19.4 до 7.3 мкм. В наборе мы обнаружили 4 спутничные хромосомы, их гомологию установить затруднительно, так как все они различаются величиной и положением центромеры (рис. 1, *б*).

A. paniculatum L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 978; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 205; Гроссг. 1940, Фл. Кавк., изд. 2-е, 2 : 134; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 269.

Вид широко распространен почти по всей Европе до 55° с. ш. на севере, на юге он заходит на Кавказ, в Малую Азию и Северную Африку. На этом громадном пространстве *A. paniculatum* характеризуется большой вариабельностью. К числу изменчивых признаков, помимо размеров растения, относятся: 1) длина листочков покрывала от 2.5 до 12 (15) см; 2) длина цветоножек — абсолютная от 0.5 до 5 (6) см и относительная при разнице между самыми короткими и самыми длинными цветоножками — от 1 до 5 см и в зависимости от этого форма зонтика — от пучковатого до сильно раскидистого; 3) размеры лепестков, более или менее заостренных, от 5 до 7 (8) мм; 4) окраска лепестков от бледно- до ярко-розовой.

Изменчивость этих признаков более или менее одинаково выражена на внутрипопуляционном и межпопуляционном уровнях. Можно отметить только зависимость некоторых признаков от экологических условий — мощность и величина растений, густота зонтиков.

Кариологически был исследован материал из восьми пунктов. Фенотипически представители всех популяций — типичные экземпляры этого вида, за исключением растений с Украины, имевших луковички в соцветии, но по всем остальным признакам также не отличавшихся от *A. paniculatum*.

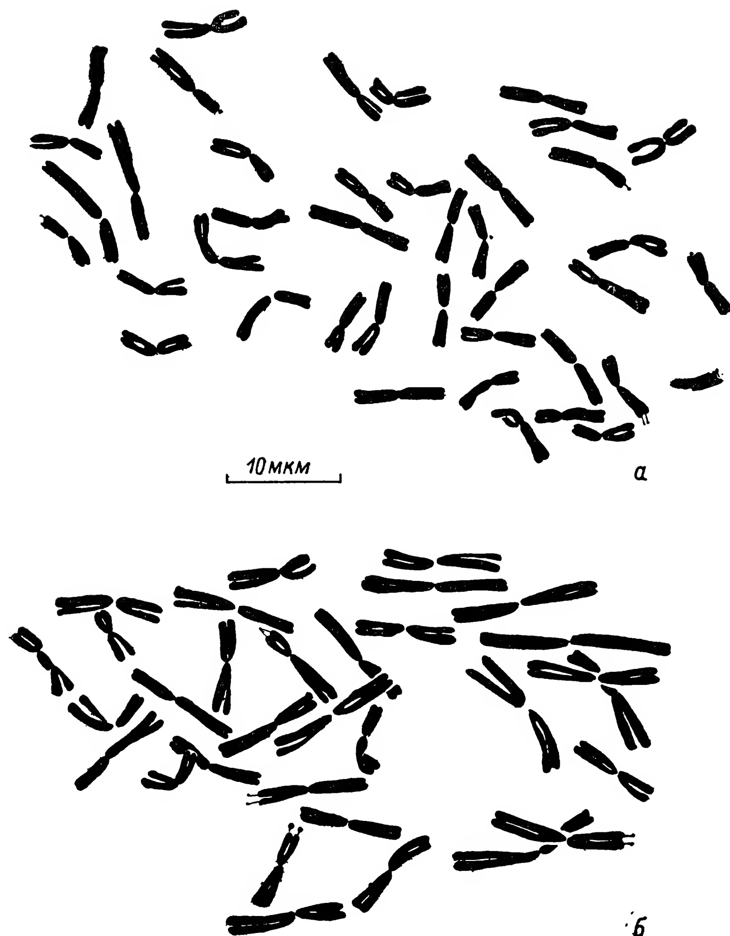


Рис. 1. Хромосомные наборы из двух популяций *Allium oleraceum*.
а — 2n=40, *б* — 2n=32.

1. Северный Кавказ, Теберда, левый берег р. Теберды, на территории Управления заповедника, № 649, 21 VIII 1979, Г. Л. Кудряшова.

2n=16. Диплоидный набор состоит из метацентрических-субметацентрических хромосом, длина которых 12.4—8.0 мкм. В наборе хорошо различаются лишь две спутничные хромосомы (рис. 2, *а*), однако они не гомологичны по положению центромеры — одна из них метацентрична (r=1.1), ее длина 9.6 мкм, другая — субметацентрик (r=2.2) длиною 8.2 мкм. Спутники точечного типа. Подобная гетерозигота по положению центромеры у спутничных хромосом была отмечена V. Brat (1967) для кариотипа одного из клонов *A. paniculatum*.

2. Северный Кавказ, Теберда, сухие склоны в окрестностях г. Теберда, № 647, 19 VIII 1979, Кудряшова.

2n=16. В этой популяции мы изучали растения, кариотипы которых имели разные наборы спутничных хромосом. Обнаружены наборы хромосом, где имеются 2 спутничные пары одинаковой длины (9.6 мкм) со спутниками точечного типа (рис. 2, *б*); пары различаются по положению центромеры (r=1.1—1.3 и r=2.6). Кроме того, встречаются кариотипы с тремя спутничными хромосомами, причем 2 из них имеют одинаковую длину (6.4 мкм) и положение центромеры — они строго метацентричны, но различаются величиной спутника (рис. 2, *в*). Третья спутничная хромосома большей длины (7.7 мкм) тоже метацентрична, ее спутник по диаметру равен толщине хромосомы. Остальные хромосомы набора не идентифицируются.

3. Кавказ, субальпийский луг на гребне скалы Чилик, № 489, 18 VIII 1977, О. И. Виноградов.

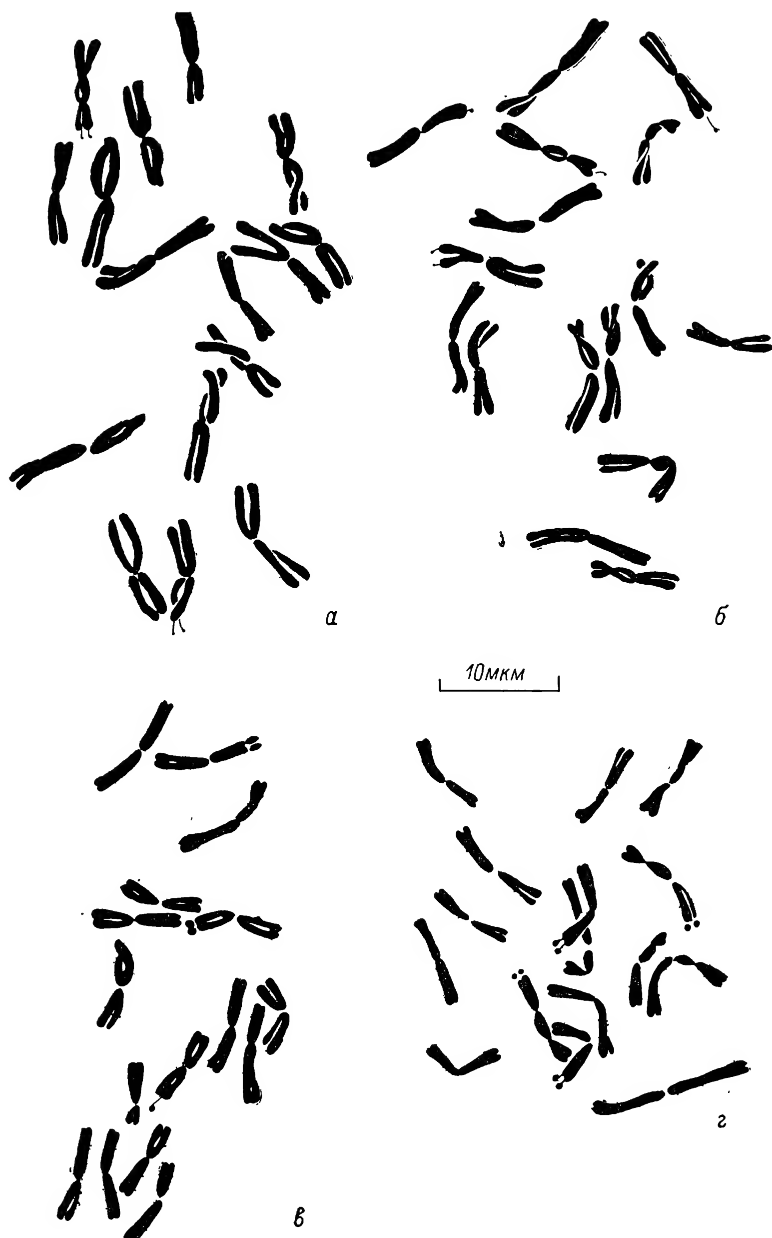


Рис. 2. Хромосомные наборы из разных популяций *Allium paniculatum* (*а—з*).

2n=16. Хромосомные наборы растений из этой популяции состоят из метацентрических-субметацентрических хромосом со слабой степенью асимметрии. Идентифицировать можно лишь спутничные: их 2 пары, меньшая по длине (8 мкм) слабо субметацентрична (r=1.5), бóльшая (8.6 мкм) — строгий метацентрик. Спутники у всех четырех хромосом округлые, их диаметр почти равен толщине хромосом (рис. 2, *г*).

4. Северный Кавказ, г. Пятигорск, северный склон горы Машук, на высоте около 500 м над ур. м., № 494, 17 V 1978, Кудряшова, Вахтина.

2n=16. Среди метацентрических-субметацентрических хромосом набора обнаружено 3 спутничные хромосомы, две из них, вероятно, гомологи, их длина 7.7 мкм, r=3.0, тогда как третья хромосома с меньшей степенью асимметрии (r=1.3) имеет длину 8.9 мкм. Спутники у всех трех хромосом маленькие, точечного типа (рис. 2, *д*).

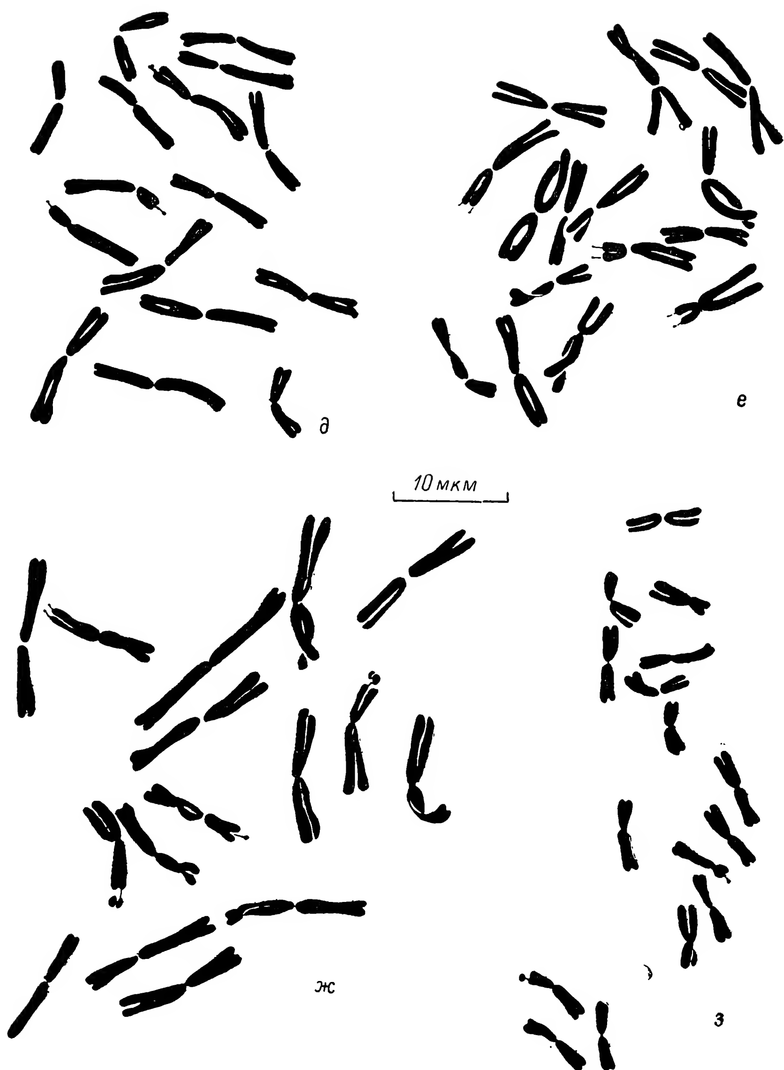


Рис. 2 (*продолжение*).

5. Северный Кавказ, окр. г. Кисловодска, Джинальский хребет, № 492, 16 V 1978, Кудряшова, Вахтина.

2n=16. В этой популяции мы обнаружили растения с двумя вариантами кариотипа, различающимися набором спутничных хромосом. В первом варианте (рис. 2, *е*) обнаружены три спутничные хромосомы: пара гомологичных субметацентрических хромосом длиной 7.8 мкм, а также бóльшая по длине (9.2 мкм), но с меньшей степенью асимметрии. Спутники у всех трех хромосом маленькие, точечного типа. В другом варианте кариотипа (рис. 2, *ж*) обнаружены четыре спутничные хромосомы, различающиеся положением центромеры и величиною спутника, причем гомология по положению центромеры не совпадает с гомологией по величине спутника.

6. Крым, между Ялтой и Никитой, вблизи остановки автобуса «Школа», № 653, 31 VIII 1979, В. С. Чупов.

2n=16. Хромосомы наборов растений этой популяции в основном метацентрические-субметацентрические, несколько меньшей длины по сравнению с другими изученными нами популяциями *A. paniculatum* (рис. 2, *з*). Их длина от 6.4 до 4.8 мкм. В наборе мы обнаружили одну гетерозиготную пару спутничных хромосом. Спутничные хромосомы различаются по степени асимметрии (r=4.5 и r=1.3), хотя они и одинаковы по длине (5.5 мкм) и по величине спутника.

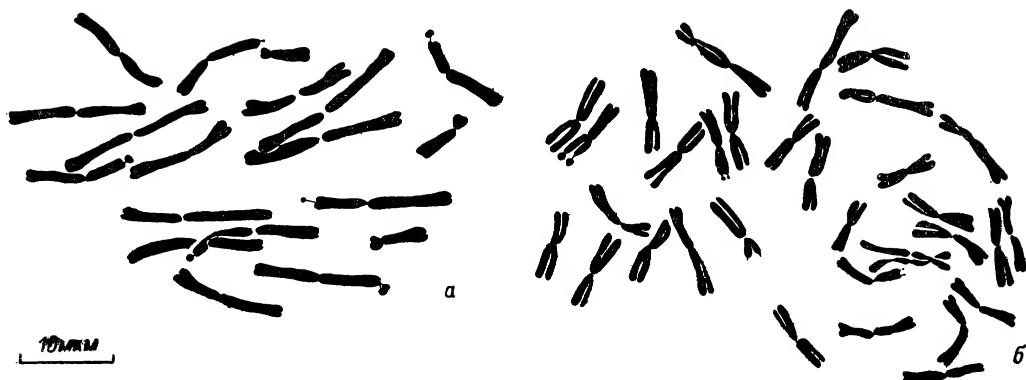


Рис. 3. Хромосомные наборы из разных популяций *Allium paniculatum*.
а — с 3 добавочными хромосомами, *б* — 2n=32.

7. Дагестан, Рутульский р-н, окр. с. Цахур, левый берег р. Самур, № 551, 23 VII 1978, Т. П. Попова.

2n=16+3B. В наборе найдено 16 метацентрических-субметацентрических хромосом, среди которых 6 спутничных, и, кроме того, 3 дополнительные акроцентрические хромосомы (рис. 3, *а*). Спутничные хромосомы, длина которых от 12.2 до 8.6 мкм, имеют спутники разной величины и несколько различное положение центромеры. В-хромосомы — самые малые хромосомы набора (около 4.5 мкм).

8. Украинская ССР, Полтавская обл., с. Шишаки, между сосновым и дубовым лесом вдоль дороги по правому берегу р. Псёл, № 637, 28 VII 1979, Вахтина.

2n=4x=32. Хромосомы тетраплоидного набора растений этой популяции в основном метацентрические (рис. 3, *б*), их длина от 10.8 до 6.4 мкм. В наборе выявлены четыре спутничные хромосомы, одна из которых имеет спутник, равный по диаметру толщине хромосомы; три спутничные хромосомы — спутники точечного типа.

A. kunthianum Vved. 1935, Фл. СССР, 4 : 207; Гросс. 1940. Фл. Кавк., изд. 2-е, 2 : 135, Wendelbo, 1971, in K. H. Rechinger, Fl. Iran. 76/1,4 : 61.

A. kunthianum, описанный из высокогорной Армении, приводится для субальпийского и альпийского поясов всего Кавказа. Согласно описаниям этого вида, он отличается от *A. paniculatum* целым рядом количественных признаков: 1) меньшей высотой растений, (5)—10—30, а не (20) 30—50 см, как у *A. paniculatum*; 2) более короткими цветоножками, превосходящими цветок только в (0.5) 1.2—2.5 (3) раза; 3) более коротким чехлом, лишь в 2 (3) раза превосходящим зонтик; 4) бóльшими размерами лепестков — (6) 7—8 мм дл.

Знакомство с гербарием по *A. kunthianum* показало, что в высокогорьях преобладают растения с этими признаками, и они хорошо отличаются от *A. paniculatum* и общим обликом. Однако наряду с растениями, «типичными» *A. kunthianum*, встречаются формы, переходные к *A. paniculatum* и совершенно типичные *A. paniculatum*, число которых становится больше в среднегорном поясе; в предгорьях распространен только *A. paniculatum*. Аналогичная картина изменения облика *A. paniculatum* при подъеме на большие высоты наблюдается и в Крыму, но там типичных *A. kunthianum* мало и разнообразие форм *A. paniculatum*, например на горе Ай-Петри, соответствует среднегорному поясу Кавказа. Кроме того, нельзя не отметить, что *A. kunthianum* больше тяготеет к западным, более влажным районам Кавказа. В горах Аджарии распространен только типичный *A. kunthianum* и никаких переходных форм к *A. paniculatum* не встречается. Таким образом, *A. kunthianum* — вид, замещающий *A. paniculatum* в высокогорном поясе, особенно в наиболее влажных его районах.

Кариологически *A. kunthianum* исследован из следующих пунктов.

1. Армянская ССР, Красносельский р-н, окр. г. Орджоникидзе, на высоте около 2500 м над ур. м., № 745, 27 VII 1980, Кудряшова.

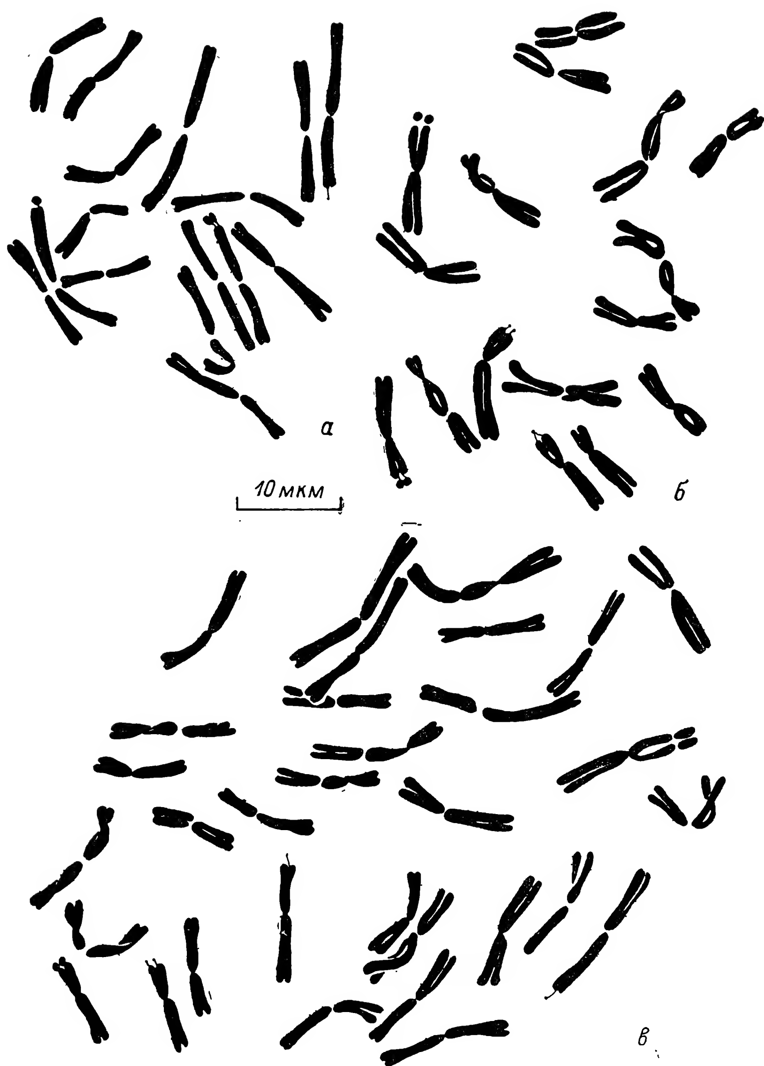


Рис. 4. Хромосомные наборы разных популяций *Allium kunthianum*.
а, б — 2n=16; *в* — 2n=32.

2n=16. Хромосомный набор растений этой популяции состоит из метацентрических-субметацентрических хромосом длиной от 10.0 до 6.4 мкм (рис. 4, *а*)- среди которых обнаружены три спутничные хромосомы — две, вероятно, гомологичные, являются истинными метацентриками, на одном их плече находятся спутники; диаметр спутников равен толщине хромосомы. Третья спутничная хромосома тоже метацентрична, но у нее маленький спутник точечного типа.

2. Армянская ССР, северо-западный берег оз. Севан, к востоку от с. Цовагюх, район лесничества Артвик, на высоте около 2000 м над ур. м., № 766, 26 VII 1980, Кудряшова.

2n=16. Хромосомные наборы этой популяции в основном подобны предыдущей (№ 745). Следует отметить только, что третья спутничная хромосома субметацентрична (r=1.8—2.5).

3. Армянская ССР, оз. Севан, склоны над ботаническим садом на высоте около 2300 м над ур. м., № 744, 22 VII 1980, Кудряшова.

2n=16. Среди метацентрических-субметацентрических хромосом набора обнаружены четыре спутничные хромосомы (рис. 4, *б*), различающиеся по длине, степени асимметрии и величине спутника. Легко идентифицируется самая длинная хромосома, в наборе она одна без гомолога, ее длина достигает 17.5 мкм,

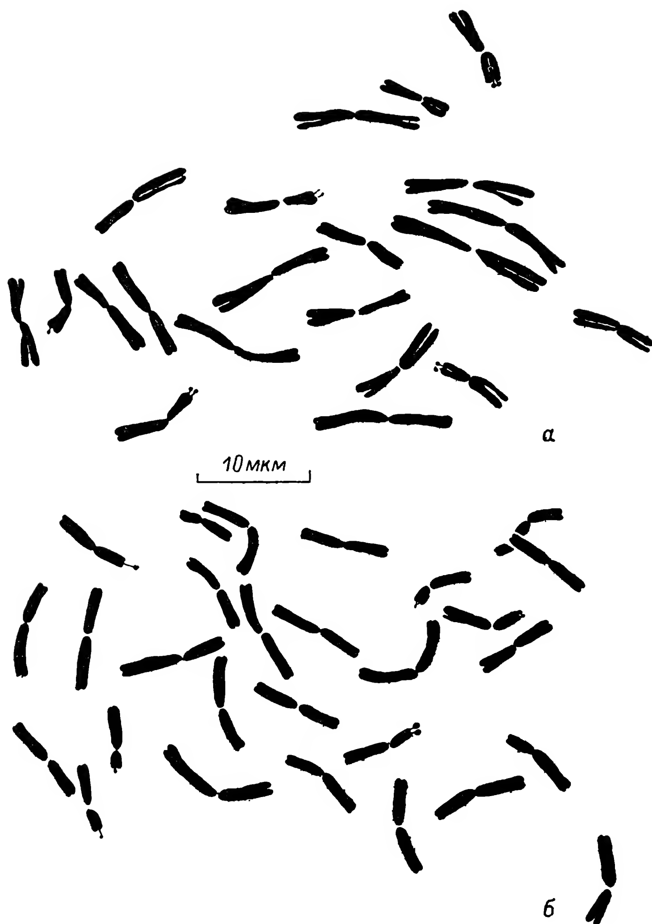


Рис. 5. Хромосомные наборы из двух популяций *Allium rupestre*.
а — 2n=21, *б* — 2n=28.

тогда как длина остальных хромосом от 10.8 до 7.3 мкм. Не имеет гомолога и самая малая хромосома набора, которая также легко идентифицируется еще и как самая асимметричная (r=2) Остальные хромосомы практически не идентифицируются.

4. Армянская ССР, Апаранский р-н, 3 км к северу от г. Апаран, склон над р. Касах, № 3, 3 VIII 1980, Кудряшова.

| 2n=4x=32. В тетраплоидном наборе метацентрических-субметацентрических хромосом длиной от 14.7 до 7.0 мкм можно различить пять спутничных хромосом: три из них со спутниками точечного типа и две со спутниками, более крупными (рис. 4, *в*). Все спутничные хромосомы различны по величине и положению центромеры.

A. rupestre Stev. 1812; Mem. Soc. Nat. Moscou, 3; 260; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 208; Омельчук-Мякушко, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 270.

Вид распространен на скалах и каменистых местах низкогорного пояса Западного и Центрального Закавказья, Южного берега Крыма, но нередко приводится для всех горных районов Кавказа и Крыма из-за неправильных определений экземпляров, относящихся к *A. paniculatum* и особенно к *A. kunthianum*. В действительности *A. rupestre* хорошо отличается от обоих видов и даже занимает обособленное положение в этой группе родства благодаря цветоножкам почти равной длины (от этого соцветие более компактное), окраске и форме околоцветника. Листочки околоцветника у *A. rupestre* светло-сиреневые (в диагнозах и ключах обычно указываются как светло-розовые), более широкие (около 3 мм) и более короткие (около 5 мм), чем у *A. paniculatum* и *A. kunthianum*. Благодаря такой форме листочков околоцветника *A. rupestre* форма его более

колокольчатая, тогда как у *A. paniculatum* и особенно у *A. kunthianum* околоцветник удлиненно-воронковидный. Иная форма околоцветника особенно проявляется во время плодоношения. *A. rupestre* приурочен к более низким горным районам Кавказа и Крыма, обычен и в приморской полосе в отличие от *A. kunthianum*, который растет в субальпийском и альпийском поясах гор. Гроссгейм (1940) приводил *A. rupestre* для прикаспийского района Дагестана с примечанием «редко». В гербарии БИНа мы не обнаружили достоверных экземпляров *A. rupestre* из восточных районов Кавказа. Весь крымский гербарий по *A. rupestre* — с Южного берега Крыма.

Кариологически *A. rupestre* исследован из следующих пунктов:

1. Крым, между Ялтой и Никитой, у остановки автобуса «Школа», 31 VIII 1979, В. С. Чупов.

$2n=3x=21$. Триплоидный набор *A. rupestre* состоит в основном из метацентрических хромосом, длина которых от 14.0 до 5.4 мкм (рис. 5, *а*). В наборе мы обнаружили пять спутничных хромосом: четыре субметацентрические и одну метацентрическую. Спутничные различаются по своей длине и по величине спутника, однако последняя не превышает толщины хромосомы.

2. Черноморское побережье Кавказа, мыс Пицунда, на склоне горы у рыбозавода, № 835, октябрь 1981, О. И. Захарьева.

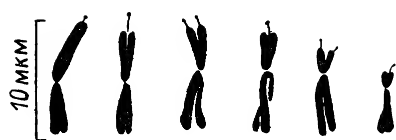
$2n=4x=28$. Метацентрические и субметацентрические хромосомы тетраплоидного набора этого вида имеют длину от 10.2 до 5.1 мкм. В наборе мы нашли шесть спутничных хромосом, это субметацентрические хромосомы, различающиеся по длине, степени асимметрии и величине спутника (рис. 5, *б*).

Обсуждение результатов

Приведенные нами данные кариологического изучения четырех близких видов рода *Allium* свидетельствуют о большой кариотипической гетерогенности внутри каждого вида. Действительно, каждая популяция отличается своим кариотипом, в некоторых же случаях (например, №№ 492 и 647) у *A. paniculatum* в одной популяции мы наблюдали различные варианты кариотипа. *A. paniculatum* представлен в основном диплоидными популяциями с $x=8$, исключение составляют растения, собранные на Украине (№ 637), которые являются тетраплоидными ($2n=32$). У растений из Дагестана (№ 551) в кариотипе обнаружены три дополнительные хромосомы. *A. kunthianum* также представлен диплоидными популяциями ($x=8$) и одной тетраплоидной.

A. oleraceum из Ленинградской обл. является пентаплоидом ($2n=40$), тогда как растения из Латвии — тетраплоиды ($2n=32$). Растения *A. rupestre* изучены с территории Крыма и Черноморского побережья Кавказа. Крымские растения в соматическом наборе содержат 21 хромосому, кавказские — 28. Таким образом, мы изучали триплоидный и тетраплоидный наборы хромосом с $x=7$. Следовательно, *A. rupestre* относится к другой кариологической группе видов рода *Allium*, нежели предыдущие три вида.

Впервые число хромосом у *A. paniculatum* ($2n=16$) было определено Я. Модилевским (Модилевский, 1928). Подробно кариотипы видов группы *A. paniculatum* описал A. Levan (1933, 1937), который отметил для всей группы большое кариологическое постоянство, сходство видов по морфологии и размерам хромосом, слабую дифференциацию величины хромосом внутри одного набора, отсутствие спутничных хромосом (они обязательны для других видов рода, хотя бы одна пара на набор). Для всей группы видов Levan установил один морфологический тип хромосом — «двуплечие» хромосомы с плечами равной или почти равной длины, идентифицировать какую-либо хромосому набора поэтому невозможно. Изучив диплоидный *A. paniculatum*, тетраплоидный *A. oleraceum* ($x=8$), другие родственные виды с таким же основным числом и разными уровнями плоидности, а также мейоз диплоидов и полиплоидов, он пришел к выводу, что полиплоидия играла существенную роль в видообразовании группы *A. paniculatum*, тем более что ему удалось экспериментально получить от скрещивания двух форм *A. paniculatum* и спонтанного удвоения хромосом другой линнеевский вид *A. oleraceum* уже в F_1. Levan посчитал удивительным, что при отсутствии спутничных хромосом в ис-



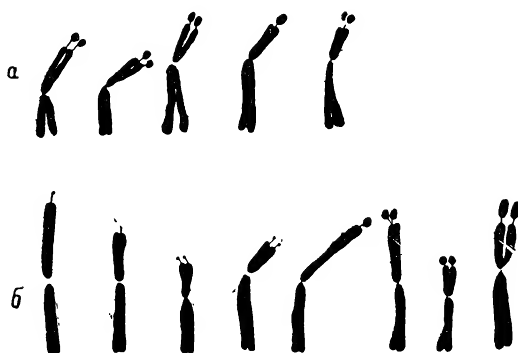


Рис. 6. Спутничные хромосомы из разных хромосомных наборов.

а — *Allium paniculatum*, *б* — *A. kunthianum*.

ходных кариотипах при скрещивании в F_1 гибридов иногда возникали формы с двумя спутничными хромосомами на набор, причем спутники были крупные (толщина хромосом). Он назвал это явление «негативной амфипластией» и объяснил его генетической реакцией, а не структурными перестройками. В ходе дальнейшего изучения *A. paniculatum* обнаружены популяции разной плоидности: 2n=16 (Tschermak-Woess, 1947; O. Brat, 1967; Чешмеджиев, 1972; Sopova, 1972; Vosa, 1976, и др.); 2n=32 (Contandriopoulos, 1957); 2n=40 (Dietrich, 1967; Marchi e. a., 1974). Для *A. oleraceum* известны только тетраплоидная и пентаплоидная формы.

Для *A. kunthianum* впервые было установлено диплоидное число 2n=16 (Араратян, Тонян, 1945). Одна из авторов настоящей статьи (Вахтина, 1964) нашла и другое число — 2n=14, материал для исследования был предоставлен Введенским с территории Армении. Однако позднее это число не подтвердилось; Л. И. Вахтина (1964) опубликовала для растений *A. kunthianum*, собранных также на Кавказе, n=8 (Закирова, Вахтина, 1974). Такое же число (2n=16) нашел А. И. Погосян (1981) у растений с территории Армении.

A. rupestre мы исследовали впервые. Этот вид представлен триплоидом 2n=21 и тетраплоидом 2n=28 (x=7). Диплоиды мы не обнаружили. Можно высказать предположение, что растения, исследованные Вахтиной в 1964 г. под названием *A. kunthianum*, могли принадлежать *A. rupestre*, диплоиду с 2n=14. Тогда следует искать диплоидный *A. rupestre* на территории Армении и Восточного Закавказья. Дальнейшее кариологическое исследование, возможно, прояснит строение и изменчивость кариотипа этого вида.

Как видно из полученных данных, изученные виды чрезвычайно полиморфны по кариологическим признакам. Все виды представлены не только популяциями разной плоидности, но и разными вариантами кариотипа.

Растения *A. paniculatum* из разных мест обитания различаются по морфологии хромосом диплоидных наборов, к этому можно добавить, что и растения из одного места произрастания могут иметь разные варианты кариотипа. Особенно хорошо выявляется разнообразие спутничных хромосом. Как видно (рис. 6, *а*; 7, *а* — см. вклейку), спутничные хромосомы могут быть разной степени асимметрии — от строгих метацентриков до акроцентриков. Иногда спутник прикреплен к более длинному плечу хромосомы. Варьирует величина спутника — от маленького точечного до округлого, размер которого равен толщине хромосомы. Варьирует число спутничных хромосом на набор — от 2 до 6, причем оно может быть нечетным. И, наконец, в наборе можно наблюдать различное сочетание спутничных хромосом. Безусловно, и другие хромосомы участвуют в изменчивости кариотипа. Это видно на примерах самой длинной и самой короткой пар (рис. 4, *б*), и только невозможность идентификации хромосом не позволила нам установить изменчивость каждой хромосомы набора. Подобную изменчивость мы наблюдали в диплоидных наборах и у *A. kunthianum* (рис. 6, *б*).

В тетраплоидных наборах *A. kunthianum* и *A. paniculatum*, а также у тетраплоидных и пентаплоидных *A. oleraceum* прослеживается изменчивость спутничных хромосом по тем же морфологическим признакам. Интересно отметить, что число спутничных хромосом в полиплоидных наборах даже меньше, чем

в некоторых диплоидных. И хотя *A. rupestre* принадлежит к совсем другой кариологической группе луков, в его триплоидном и тетраплоидном наборах мы обнаружили также негомологичные спутничные хромосомы.

Таким образом, вся изученная нами группа видов проявляет чрезвычайную кариологическую изменчивость. Эта изменчивость поддерживается, вероятно, широко распространенным у этих видов вегетативным размножением и сама является выработанной естественным отбором системой существования полиморфных, широко распространенных видов. Подобную кариологическую пластичность описала для *A. carinatum* и *A. oleraceum* E. Tschermak-Woess (1947), она же наблюдала подобное явление у *A. pulchellum* (Tschermak-Woess, Schiman, 1960), изученных из разных популяций Западной Европы. Автор объяснила ее способностью этих видов к разнообразным перестройкам, в результате чего возникают структурные гибриды, обладающие в диплоидном состоянии двумя различающимися наборами, при этом растения по фенотипу не имеют каких-либо существенных различий.

Широко распространенную кариологическую изменчивость у видов секции *Codonoprasum* отмечает И. В. Чешмеджиев (1972, 1975). По его данным, из 13 видов флоры Болгарии почти половина представлена полиплоидами или имеет полиплоидные расы. Отмечены структурная гибридность, частая встречаемость В-хромосом, фрагментов, у большей части видов наблюдаются структурно-гибридные формы. Кариотипы изученных Чешмеджиевым видов содержат до 4 пар спутничных хромосом; у *A. paniculatum* он наблюдал три спутничные хромосомы.

Возможно, такая кариотипическая изменчивость связана с тем, что в ядрах видов этой группы имеется много гетерохроматина. C. Vosa (1976, 1977), проанализировав кариотипы *A. paniculatum*, *A. oleraceum* и других видов секции *Codonoprasum* с помощью методов флуоресценции и С-окраски, обнаружил 10—15 % гетерохроматина у *A. paniculatum* и до 30 % у родственных видов, а также установил полиморфизм по распределению гетерохроматиновых сегментов в разных популяциях одного вида и у разных растений в одной популяции, причем гетерохроматиновые сегменты локализованы в эухроматиновых плечах хромосом.

В ядрах изученных нами видов также можно наблюдать наличие хромоцентров (рис. 7, *в*), с этим, возможно, и связан их кариотипический полиморфизм, однако механизм его возникновения и биологический смысл объяснить пока затруднительно, требуются дальнейшие специальные цитологические и эколого-географические исследования таких полиморфных видов у разных таксономических групп высших растений.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. В результате цитотаксономического исследования видов родства *A. oleraceum* выявлен большой полиморфизм по ряду морфологических признаков, уточнены объем и границы изменчивости этих видов.
2. *A. paniculatum* и *A. kunthianum* представлены диплоидными и тетраплоидными популяциями с x=8.
3. Впервые изученный кариологически *A. rupestre* представлен триплоидной и тетраплоидной популяциями с x=7.
4. У *A. oleraceum* обнаружены только тетраплоидные и пентаплоидные популяции с x=8.
5. В одной популяции *A. paniculatum* обнаружены три добавочные хромосомы, это самые малые хромосомы набора.
6. Все изученные виды являются чрезвычайно полиморфными по своим кариологическим признакам. Особенно сильно выявляется полиморфизм спутничных хромосом; спутничные хромосомы в кариотипах разных популяций одного и того же вида различаются по положению центромеры, размерам самих хромосом, размерам спутника. Варьирует и число спутничных хромосом на набор.

ЛИТЕРАТУРА

Араратян А. Г., *Тонян Ц. Р.* Числа хромосом некоторых видов рода *Allium*. — ДАН АрмССР, 1945, т. 2, № 5, с. 141—143. — *Бордзиловський Э. I.* Рiд *Allium* L. — В кн.: Флора УРСР, т. 3. Київ: Вид-во АН УРСР, 1950, с. 91—146. — *Вахтина Л. И.* Числа хромосом некоторых видов лука, распространенных на территории СССР. — Бот. журн., 1964,

т. 49, № 6, с. 870—875. — *Вахтина Л. И.*, *Кудряшова Г. Л.* Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* в Казахстане. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 4, с. 539—547. — *Введенский А. И.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 141—280. — *Введенский А. И.* Род *Allium* L. — В кн.: Определитель растений Средней Азии, т. 2. Ташкент: Фан, 1971, с. 38—89. — *Ворошилов В. Н.* Материалы к флоре Воронежской области. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1947, т. 52, вып. 3, с. 45—53. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель, т. 1. Ростов: Изд-во Ростов. ун-та, 1978. 318 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, т. 1. Тифлис: Изд-во Наркомзема АрмССР, 1928. 296 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 2. Баку: Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1940. 284 с. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1960. 446 с. — *Закирова Р. О.*, *Вахтина Л. И.* Цитофотометрическое и кариологическое изучение некоторых видов лука секции *Codonoprasum* Reichenb. рода *Allium*.— В кн.: Функциональная морфология, генетика и биохимия клетки. Л.: Наука, 1974, с. 71—74. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 354 с. — *Карягин И. И.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора Азербайджана, т. 2. Баку: Изд-во АН АзССР, 1952, с. 134—162. — *Колаковский А. А.* Флора Абхазии, т. 1. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1938. 322 с. — *Косенко И. С.* Определитель высших растений северо-западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 614 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Модилевськuй Я.* Дальнеi цiтологiчнi спотереження у видiв *Allium*. — Вiсн. Киiв. бот. саду, 1928, вип. 7—8, с. 63—64. — *Омельчук Т. Я.* Новi види цибуля (*Allium* L.) у флорi Украiни. — Укр. бот. журн., 1962а, т. 19, № 2, с. 19—29. — *Омельчук Т. Я.* Систематичний склад цибуль Украiни (рiд *Allium* L.). — Укр. бот. журн., 1962б, т. 19, № 3, с. 66—73. — *Омельчук-Мякушко Т. Я.* Конспект сем. *Alliaceae* J. Agardh европейской части СССР. — Нов. сист. высш. и низш. раст. (Киев), 1976, с. 51—59. — *Омельчук-Мякушко Т. Я.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора европейской части СССР, т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 261—276. — *Павлов Н. В.*, *Поляков П. П.* Род *Allium* L. — В кн.: Флора Казахстана, т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958, с. 134-198. — *Погосян А. И.* Анализ морфологических параметров хромосом некоторых кавказских видов рода *Allium* L. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, 1981, вып. 7, с. 39—58. — *Привалова Л. А.* Род *Allium* L. — В кн.: Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972, с. 87—89. — *Станков С. С.*, *Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1949. 1150 с. — *Фомин А. В.* Несколько новых видов растений из Закавказья. — Вестн. Тифл. бот. сада, 1909, вып. 14, с. 43—56. — *Цаголова В. Г.* К систематике луков Казахстана секции *Codonoprasum* (Reichb.) Endl. — Бот. материалы (Алма-Ата), 1979, вып. 11, с. 34—43. — *Чешмеджиев И. В.* Цитотаксономическое исследование видов рода *Allium* L. и *Nectarosordum* Lindl. флоры Болгарии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: Наука, 1972. 19 с. — *Чешмеджиев И. В.* Цитотаксономично изследоване на няколко вида лук от секция *Codonoprasum* Reichenb. — В кн.: В чест на акод. Даки Йорданов. София: Изд-во Българ. акад. наук, 1975, с. 79—89. — *Чолокашвили Н. Б.* К изучению системы рода *Allium* L. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1975, вып. 31, с. 36—54. — *Brat Ved S.* Genetic systems in *Allium*. IV Balance in hybrids. — Heredity, 1967, vol. 22, N 3, p. 387—396. — *Contandriopoulos J.* Nouvelle contribution a l'étude caryologique des endemiques de la Corse. — Bul. Soc. Bot. France, 1957, vol. 104, N 7—8, p. 533—538. — *Dietrich J.* Genere *Allium*. Caryotypes de 46 especes en culture (Jardin botanique de Strasbourg). — Inf. An. Caryosyst. Cytogenet., 1967, N 1, p. 23—26. — *Gadella Th. W. J.*, *Kliphuis E.* Cytotaxonomic investigations in some angiosperms collected in the valley of Aosta and in the National Park «Gran Paradiso». — Caryologia, 1970, vol. 23, p. 363—379. — *Levan A.* Cytological studies in *Allium*. III. *Allium carinatum* and *Allium oleraceum*. — Hereditas, 1933, vol. 18, p. 101—114. — *Levan A.* Cytological studies in the Allium. Paniculatum group. — Hereditas, 1937, vol. 23, p. 317—370. — *Marchi P.*, *Capineri R.*, *D'Amato E.* Numeri chromosomici per la flora Italiana. — Inform. Bot. Ital., 1974, vol. 6, p. 303—312. — *Raciborski M.*, *Szafer W.* Flora polska, I. Krakow: Nakladem Akademji Umiejetnosci, 1919, S. 114—125. — *Sopova M.* Cytological study in the genus *Allium* from Macedonia. — God. Zborn. Biol. Fak. Skopje Univ. Prir. Mat., 1972, T. 24, S. 83—102. — *Stearn W. T.* European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration. — An. Musei Goulandris, 1978, vol. 4, p. 83—198. — *Tschermak-Woess E.* Chromosomal Plastizität *Allium carinatum* und anderen *Allium*-Arten. — Chromosoma, 1947, Bd 3, Hf 3—4, S. 270—276. — *Tschermak-Woess E.*, *Schiman H.* Strukturelle Hybridität und akzessorische chromosomen bei *Allium pulchellum*. — Österr. Bot. Zeitschr., 1960, vol. 107, N 2, S. 212—227. — *Vosa C. G.* Heterochromatic banding patterns in *Allium*. II. Heterochromatin variation in species of paniculatum Group. — Chromosoma, 1976, vol. 57, S. 119—133. — *Vosa C. G.* Heterochromatic patterns and species relationschip. — Nucleus, 1977, vol. 20, S. 33—41. — *Wendelbo P.* *Allium* L. in: *Reichinger K. H.* Flora Iranica, N 76/1, 4. Graz-Austria: Akademische Druck- u. Verlagsanstalt, 1971, S. 3—100.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 13 III 1984.

УДК 581.55 : 51 (571.63) Бот. журн., т. 70, № 1

Б. И. Сёмкин, Т. А. Комарова

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕР ВКЛЮЧЕНИЯ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВТОРИЧНЫХ СУКЦЕССИЙ (НА ПРИМЕРЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ)

SEMKIN B. I., KOMAROVA T. A. THE USE OF INCLUSION MEASURES IN THE STUDIES OF SECONDARY SUCCESSIONS (AS EXEMPLIFIED BY THE POST-FIRE COMMUNITIES OF SOUTHERN SIKHOTE-ALIN)

С помощью мер включения и ориентированных графов проанализированы отношения между ненарушенными и в разной степени нарушенными пожаром лесными сообществами. Установлены перестройки различных структурных частей сообщества и вскрыта связь между ярусами лесных сообществ в ходе восстановительных послепожарных смен.

Для сравнения разновеликих объектов обычно проводят математическую нормировку либо путем приведения исходных данных к долям единицы или к процентам (Василевич, 1969), либо располагают данные на многомерной сфере единичного радиуса (Orlóci, 1975) и т. д. Установление единого масштаба для сравниваемых разновеликих объектов позволяет определить степень сходства между ними. Вместе с тем любая математическая нормировка приводит к потере части информации о признаках и свойствах исходных объектов и не раскрывает в полной мере отношения и связи между объектами. Кроме того, симметричность самого отношения сходства не позволяет установить истинные связи между несимметричными (разновеликими) объектами. Наиболее полное представление об отношениях между разновеликими объектами может быть получено с помощью несимметричных мер включения.

Данная статья посвящена анализу отношений включения, сходства и включения—сходства с помощью мер включения на примере послепожарных сообществ.

Методы анализа отношений с помощью мер включения

Меры включения впервые предложены Б. А. Юрцевым (1968) для сравнения разновеликих по числу видов флор. Для сравнения фитоценотических описаний эти меры были обобщены Б. И. Сёмкиным и Т. А. Комаровой (Сёмкин, 1973; Комарова, Сёмкин, 1976; Сёмкин, Комарова, 1977).

Для удобства расчетов обобщенные меры включения можно записать в следующем виде

$$K_0(A;\ B) = \sum_{i=1}^{n} \min(a_i b_i) \Big/ \sum_{i=1}^{n} b_i,$$

$$K_0(B;\ A) = \sum_{i=1}^{n} \min(a_i b_i) \Big/ \sum_{i=1}^{n} a_i,$$

где A, B — сравниваемые множества, a_i и b_i — вес элемента в A и B. Мера сходства выражается через 2 меры включения посредством различных средних их значений (Сёмкин, Комарова, 1977; Юрцев, Сёмкин, 1980). Приведем наиболее общую форму, устанавливающую связь известных мер сходства с мерами включения (Сёмкин, 1979),

$$K_{\tau;\,\eta}(A,\ B) = \left(\frac{K_\tau^\eta(A;\ B) + K_\tau^\eta(B;\ A)}{2}\right)^{1/\eta},$$

где

$$K_\tau(A;\ B) = \frac{K_0(A;\ B)}{1 + \tau - \tau K_0(A;\ B)},$$

$$K_\tau(B;\ A) = \frac{K_0(B;\ A)}{1 + \tau - \tau K_0(B;\ A)},$$

$$-1 < \tau < +\infty, \quad -\infty \leqslant \eta \leqslant +\infty.$$

Как было показано (Сёмкин, Комарова, 1977; Сёмкин, 1979; Юрцев, Сёмкин, 1980), при соответствующем выборе параметров (τ; η) можно получить ряд хорошо известных мер сходства из вышеприведенной формулы. Например, при ($\tau=0$, $\eta=-\infty$), ($\tau=0$, $\eta=1$), ($\tau=0$, $\eta=-1$), ($\tau=0$, $\eta=0$), ($\tau=0$, $\eta=+\infty$) и ($\tau=1$, $\eta=-1$) получим меры Браун-Бланке, Кульчинского, Съеренсена, Охаи, Симпсона, Жаккара и их обобщения на случай весовых множеств.

Меры включения позволяют установить 3 типа отношений между сравниваемыми объектами: включение, сходство и включение—сходство. Отношения включения раскрывают только односторонние связи между элементами множеств A и B, т. е. $A \to B$ или $B \to A$. Отношения сходства характеризуют только двусторонние связи, т. е. $A \to B$, а $B \to A$ или $A \leftrightarrow B$. Наличие как односторонних, так и двусторонних связей между элементами разных множеств определяет отношения включения—сходства (или $A \leftrightarrow B \to C$).

Наиболее простым приемом анализа отношений включения является метод построения ориентированных графов по заданной пороговой величине. Если мера включения $K_0(A, B) \geqslant \delta$, то дескриптивное множество B включается в A. Если выполняются одновременно 2 условия

$$K_0(A;\ B) \geqslant \delta \text{ и } K_0(B;\ A) \geqslant \delta,$$

то такие множества находятся в отношении сходства. При пороговой величине, равной единице (100 %), устанавливаются отношения абсолютного включения. Меньшие пороговые величины позволяют определить более слабые отношения включения. Для установления последовательного ряда в отношениях между разными дескриптивными наборами можно использовать иерархию порогов (от 100 % и ниже), отражающую различную степень связей. Отношения включения изображаются в виде ориентированного графа или орографа с помощью направленных линий (например, $A \to B$, если $K_0(B;\ A) \geqslant \delta$).

Прием построения ориентированных графов по заданным пороговым величинам имеет определенные недостатки. Выбор пороговых величин связан с субъективным подходом исследователей, что препятствует созданию единого алгоритма машинной обработки. Этот прием не позволяет анализировать одновременно большое число дескриптивных наборов и автоматизировать их отношения.

В настоящей работе мы предлагаем новый метод анализа отношений включения, связанный с формальным беспороговым подходом и графическим отображением отношений включения в виде оптимальных ориентированных дендритов. Данный метод связан с симметризацией матрицы мер включения, что позволяет использовать хорошо разработанные алгоритмы анализа симметрических отношений.

Процесс симметризации заключается в выборе большей из двух мер включения, что соответствует математическому выражению

$$K_{0;\,+\infty}(A,\ B) = \max\,[K_0(A;\ B),\ K_0(B;\ A)].$$

Используя простые преобразования, получим

$$K_{0;\,+\infty}(A,\ B) = \sum_{i=1}^{n} \min(a_i b_i) \Big/ \min\left(\sum_{i=1}^{n} a_i,\ \sum_{i=1}^{n} b_i\right),$$

что соответствует мере сходства Симпсона, если придать ей обобщенный вид.

При выборе минимальных значений путем простых преобразований можно перейти к мере Браун-Бланке

$$K_{0;\,-\infty}(A,\ B) = \min\,[K_0(A;\ B),\ K_0(B;\ A)] = \sum_{i=1}^{n} \min(a_i,\ b_i) \Big/ \max\left(\sum_{i=1}^{n} a_i,\ \sum_{i=1}^{n} b_i\right).$$

По данным редуцированной симметричной матрицы можно построить диаграммы, дендрограммы, дендриты и другие хорошо разработанные алгоритмы анализа симметричных отношений.

Симметризация матриц мер включения приводит к упрощению и потере некоторой информации об отношениях включения. Тем не менее предлагаемый способ выбора максимального или минимального значения из двух несиммет-

ричных мер включения позволяет сохранить больше информации об отношениях включения, чем любой из методов установления средних значений. Как представляется вполне очевидным, любая из известных мер сходства не может иметь сходство 100 % между разновесовыми наборами. В то же время симметричные меры Симпсона и Браун-Бланке могут принимать значения 100 % при полном включении одного дескриптивного набора в другой.

В качестве конкретного примера анализа отношений включения на основе выбора пороговых величин и формального беспорогового подхода рассмотрим отношения включения, сходства и включения—сходства между описаниями растительных сообществ на участках, в разной степени поврежденных пожаром.

Сравнительный анализ флористических и фитоценотических описаний с помощью мер включения

Исследования проводились в июне—августе 1978 г. на гари кедрово-широколиственного леса и прилегающих к ней участках гари-редины и ненарушенного леса на территории Верхнеуссурийского стационара (Южный Сихотэ-Алинь). Гарь образовалась в результате устойчивого низового (с отдельными очагами верхового) пожара летом 1973 г. и охватила покрытую лесом площадь более 2 га.

Для сравнительного анализа сообществ, в разной степени нарушенных пожаром, были заложены 2 трансекты, на которых были отграничены по 3 экспериментальных участка (по 2000 м^2 каждый). Первая трансекта, включающая участки I, II и III, расположена в средней части юго-западного склона крутизной 20—25 ° на высоте 560—570 м над ур. м. Вторая трансекта с участками IV, V и VI находится в приводораздельной части этого же склона, но большей крутизны (30—35 °) на высоте 600—610 м.

Участки I и IV служат в качестве эталонов не нарушенного данным пожаром кедрово-широколиственного леса с разнотравно-осоковым покровом и хорошо развитым подлеском из кустарников и кустарниковых лиан.

Участки II и V характеризуют гари-редины с сильно поврежденными нижними ярусами и частично сохранившимся жизнедеятельным древостоем. В древостое после пожара сохранили жизнедеятельность главным образом 3 вида (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer mono*), общая сомкнутость крон которых составляет 0.2—0.3 на участке II и 0.3—0.5 на участке V.

Участки III и VI соответствуют типу гарей с уничтоженными нижними ярусами и сильной степенью повреждения древесного яруса. Жизнедеятельными остались лишь единичные деревья дуба, липы и клена с общей сомкнутостью крон менее 0.1.

Количественная оценка степени сходства и включения между растительными сообществами на ненарушенных и в различной степени нарушенных пожаром участках определялась по трем показателям: видовому составу, численности и надземной фитомассе.

Первоначальный этап обработки как флористических, так и фитоценотических описаний заключался в расчете матрицы абсолютных мер сходства (пересечений) по формуле

$$m(A, B) = \sum_{i=1}^{n} \min(a_i, b_i).$$

При сравнении флористических списков a_i и b_i принимают только два значения: нуль, если i-тый вид отсутствует, и единица, если i-тый вид содержится в списке. [1]

Так как матрица пересечений для флористических списков симметрична, достаточно привести только одну половину, включая диагональные элементы (табл. 1).

При использовании данных матрицы пересечений рассчитываются данные матрицы мер включения (табл. 2).

[1] Списки видов с показателями численности и надземной фитомассы у каждого вида содержатся в работе Сёмкина и Комаровой (1980).

Каждый элемент этой матрицы, находящийся на пересечении i-той строки и j-того столбца, характеризует степень включения i-того списка в j-тый.

Для установления отношений между различными парами видовых списков были заданы 2 пороговые величины $\delta=100$ и $\delta \geqslant 95$ %. При $\delta=100$ % ориентированный граф включения (рис. 1, *а*) распадается на 2 компоненты связности, объединяющие видовые списки только первой и только второй трансект.

ТАБЛИЦА 1

Матрица пересечений флористических списков

	I	II	III	IV	V	VI
I	76					
II	76	103				
III	76	103	107			
IV	58	62	62	66		
V	71	89	92	66	100	
VI	72	91	94	66	100	103

ТАБЛИЦА 2

Матрица мер включения флористических списков, (%)

	I	II	III	IV	V	VI
I	×	100	100	76	93	95
II	74	×	100	60	86	88
III	71	96	×	58	86	88
IV	88	94	94	×	100	100
V	71	89	92	66	×	100
VI	70	88	91	64	97	×

Примечание. Стрелка указывает направление включения, например, (I) → (VI) на 95 %, а (VI) → (I) на 70 %.

ТАБЛИЦА 3

Редуцированная матрица мер включения флористических списков, %

→	I	II	III	IV	V	VI
I	×					
II	100	×				
III	100	100	×			
IV	88	94	94	×		
V	93	89	92	100	×	
VI	95	88	91	100	100	×

На каждой трансекте наибольшее число видов отмечается на участках гарей (*III* и *VI*). Их список полностью включает видовые списки гарей-редин (*II* и *V*) и эталонных участков (*I* и *IV*). Видовой список гарей-редин в свою очередь полностью включает список видов эталонных участков. Присутствие на гарях всех видов ненарушенных сообществ соответствует гипотезе «начального флористического состава» вторичных сукцессий (Egler, 1954). При $\delta \geqslant 95$ % граф отношений включения—сходства уже односвязный (рис. 1, *б*). Это указывает на сравнительно близкий видовой состав на обеих трансектах.

Рассмотрим, что дает формализация процедуры построения отношений включения без использования пороговой величины. С этой целью произведем симметризацию матрицы мер включения по формуле Симпсона. Выбирая максимальные значения из каждой пары мер включения, расположенных симметрично диагонали в табл. 2, получим редуцированную матрицу (табл. 3).

На основе данных табл. 3 построены дендрограмма (рис. 1, *в*) и оптимальное неориентированное дерево, или дендрит (рис. 1, *г*). Для ориентации оптимального дерева устанавливаются направления линий по данным матрицы включений. С этой целью численные значения на ребрах оптимального дерева находят среди элементов матрицы включений (табл. 2) и по положению этого элемента устанавливается ориентация включения (рис. 1, *д*).

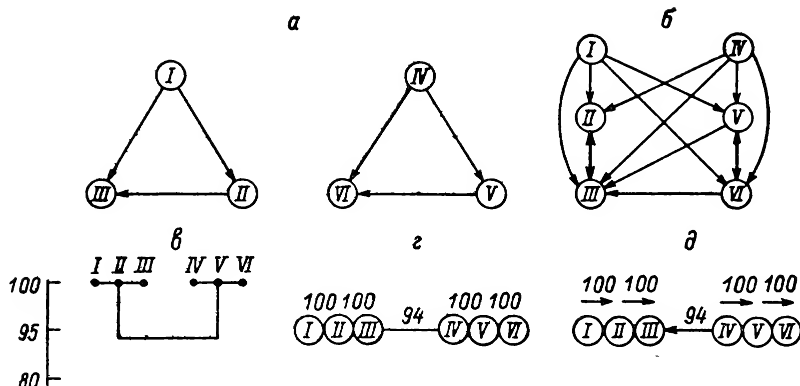


Рис. 1. Графы включения при $\delta=100$ % (*а*), включения—сходства при $\delta \geqslant 95$ % (*б*), дендрограмма (*в*), оптимальные неориентированные (*г*) и оптимальные ориентированные (*д*) дендриты, построенные на основе флористических списков.

Следует отметить, что дендрограмма и оптимальное неориентированное дерево не отражают объективных отношений и служат только промежуточными звеньями для построения оптимального ориентированного дерева.

Построенное с помощью данной процедуры оптимальное ориентированное дерево (рис. 1, *д*) отражает все наиболее сильные отношения включения, которые были установлены с помощью $\delta=100$ %, однако менее сильные связи здесь не получили отражения. Учитывая, что предлагаемый алгоритм формального беспорогового подхода представляет собой только первый этап поиска в этом направлении, целесообразно использовать также и пороговые величины для установления более слабых связей.

Сравнительный анализ фитоценотических описаний исследуемых сообществ проводили по двум показателям: численности (надземных побегов травянистых растений, скелетных осей кустарников, стволов древесных растений) и надземной фитомассе. Оба показателя характеризуют участие каждого вида в сложении растительных сообществ. Однако использование численности приводит к преувеличению значения мелких растений, а фитомассы — к преувеличению роли крупных растений, поэтому для оценки плотности отдельных популяций целесообразно использовать оба показателя. Для получения сопоставимых результатов сравнительный анализ проводили в отдельности для травянистых растений, кустарников и кустарниковых лиан, древесных растений, а также подроста древесных пород.

Расчеты по обоим показателям сделаны по формуле абсолютных мер сходства; a_i и b_i соответствуют численности или фитомассе i-того вида на сравниваемых участках. Полученные результаты сводили в матрицы пересечений, на основе которых рассчитывали матрицы включения и строили ориентированные графы и оптимальные деревья.

Ниже приводятся только конечные результаты в виде ориентированных графов, построенных с помощью заданных пороговых величин, и оптимальных ориентированных деревьев, построенных на основе алгоритма формального беспорогового подхода.

Сравнение фитоценотических описаний травяного покрова при $\delta \geqslant 50$ % показывает, что по численности побегов между сообществами каждой трансекты устанавливаются нетранзитивные отношения включения—сходства (рис. 2), в то время как по запасам надземной фитомассы — транзитивные [2] отношения включения (рис. 2, *в*). Это можно объяснить тем, что при сравнительно близких соотношениях численности побегов травянистых растений на гарях и гарях-рединах характерны существенные различия по их высоте и массе. На гарях большинство травянистых растений, особенно из группы инициальных или пионерных видов (*Cirsium pendulum*, *Artemisia rubripes* и др.), представлены более крупными экземплярами, чем на гарях-рединах, где их пышному разви-

[2] Для транзитивных отношений при $a \to b$ и $b \to c$ всегда $a \to c$.

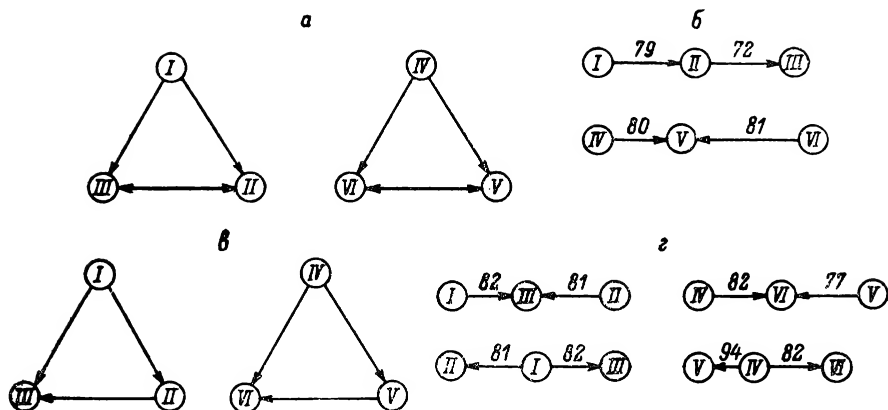


Рис. 2. Графы отношений включения—сходства при $\delta \geqslant 50$ % и оптимальные ориентированные дендриты, построенные по данным численности побегов травянистых растений (*а*, *б*) и их надземной фитомассе (*в*, *г*).

тию препятствуют сохранившиеся группы деревьев. Последовательные ряды включений, сопровождающиеся увеличением численности и надземной массы травянистых растений, составляют участки *I*, *II*, *III* при использовании формального беспорогового алгоритма (рис. 2, *б* и *г*). Для участков верхней части склона эта последовательность не отмечается, что связано с более существенными различиями в численности побегов и их размерах на гарях и гарях-рединах. Увеличение численности побегов травянистых растений на гарях-рединах происходит главным образом за счет мелких угнетенных экземпляров инициальных видов, успешному развитию которых препятствует более сохранившийся древостой в этой части склона.

Результаты анализа отношений включения и сходства по численности скелетных осей кустарников и кустарниковых лиан и их массе на разных участках иллюстрирует рис. 3.

Как видно из ориентированных графов, при $\delta \geqslant 46$ % по численности осей кустарниковых растений между сообществами каждой трансекты устанавливаются только отношения сходства (рис. 3, *а*), а по запасам их фитомассы — только отношения включения (рис. 3, *в*). Это связано с тем, что при сравнительно близких количественных соотношениях осей кустарниковых растений на разных участках имеются существенные различия по их размерам и видовому составу. На эталонных участках доминирует лещина маньчжурская *Corylus mandshurica*, достигающая 5—7 м высоты и составляющая 86 и 75 % от общей массы всех кустарников на участках *I* и *IV* соответственно. Вместе с тем на гарях и гарях-рединах наиболее крупные скелетные оси лещины в период исследования, как правило, не превышали 1.5—2 м. В то же время на гарях преобладают светолюбивые кустарники (*Sambucus sibirica*, *Aralia mandshurica*, *Rubus sachalinensis*), составляющие вместе 53 и 73 % от общей фитомассы кустарников и кустарниковых лиан на участках *III* и *VI* соответственно. Наличие разных доминантов в сообществах эталонных участков и на гарях определяет отсутствие связей между ними (рис. 2, *в*) даже при сравнительно низкой пороговой величине.

Наименьшие запасы фитомассы кустарников и кустарниковых лиан в сообществах гарей-редин. Пышному разрастанию светолюбивых видов в этих условиях препятствуют сохранившиеся группы деревьев, а теневыносливые виды с более замедленными темпами роста еще не достигли своих предельных размеров. Это обусловливает включение участков гарей-редин как в эталонные участки, так и в гари.

Результаты сравнительного анализа численности скелетных осей по второму способу (беспороговому) характеризуют транзитивные отношения включения по степени увеличения воздействия пожара на участки средней части склона (рис. 3, *б*). В верхней части склона отмечаются двусторонние связи между сравниваемыми участками, что указывает на их сходство. По общей массе осей ку-

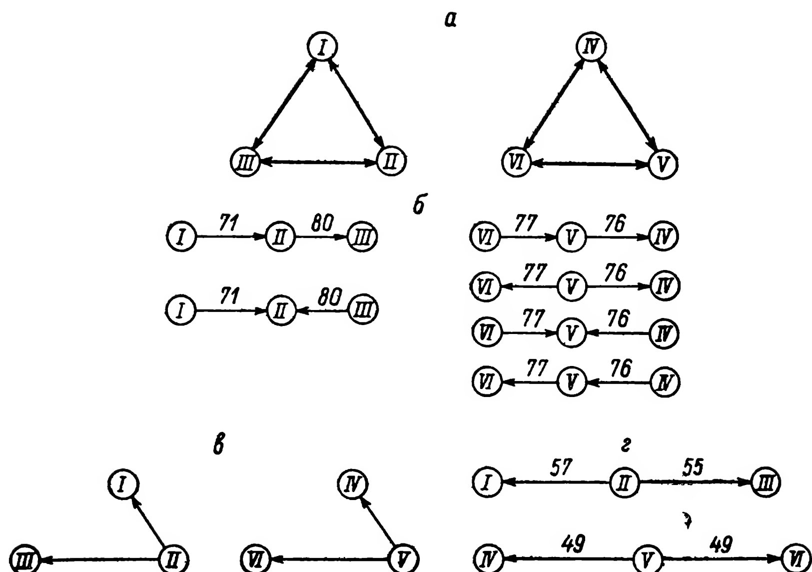


Рис. 3. Графы отношений сходства при $\delta \geqslant 46$ % и оптимальные ориентированные дендриты, построенные по данным численности скелетных осей кустарников и кустарниковых лиан (*а*, *б*) и по их надземной фитомассе (*в*, *г*).

старников и кустарниковых лиан (рис. 3, *г*) формальный подход показывает такие же результаты, которые были установлены с помощью $\delta \geqslant 46$ %.

Анализ отношений включения между древесными породами разных участков проводили только по численности жизнедеятельных деревьев. Результаты иллюстрируют рис. 4, *а*, *б*.

Как видно из данного рисунка, при обоих подходах устанавливаются последовательные ряды включения участков более нарушенных в менее нарушенные и ненарушенные. Наиболее устойчивыми к воздействию огня оказались 3 вида (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii* и *Acer mono*), сохранившиеся на гарях-рединах на 30—50 % и единичными экземплярами на гарях.

У древесных видов, кроме того, отдельно проведен анализ подроста, который включает экземпляры, не достигшие по высоте третьего полога древостоя.

Результаты анализа как при $\delta \geqslant 46$ %, так и беспорогового подхода показывают, что по численности подроста гари-редины на обеих трансектах включают эталонные участки и гари (рис. 4, *в* и *г*). Для развития подроста на участках гарей-редин создается более благоприятный световой режим по сравнению с эталонными участками, а также меньшее влияние травянистых растений и кустарников по сравнению с участками гарей. Наиболее успешно в этих условиях возобновляются *Tilia taquetii* и *Acer mono* как семенным, так и порослевым способами.

Сравнительный анализ фитомассы подроста показывает, что при $\delta \geqslant 46$ % участки гарей-редин и гарей на обеих трансектах между собой сходны. Это можно объяснить более интенсивным ростом поросли липы и клена на участках гарей, что компенсирует высокую численность мелких семенных растений этих видов на гарях-рединах. В отличие от эталонных участков в нарушенных сообществах значительная доля общих запасов фитомассы принадлежит молодому поколению быстрорастущих временных пород (*Betula mandshurica*, *Populus davidiana*, *Salix caprea* и др.).

Формальный беспороговый подход, конечные результаты которого иллюстрирует рис. 4, *г* и *е*, выявляет сравнительно четкие отношения включения эталонных участков и гарей в гари-редины как по численности, так и по надземной фитомассе подроста древесных пород. Это указывает на то, что на гарях-рединах создаются более благоприятные условия, чем на гарях и коренных лесных сообществах, для естественного возобновления и развития молодого поколения древесных пород.

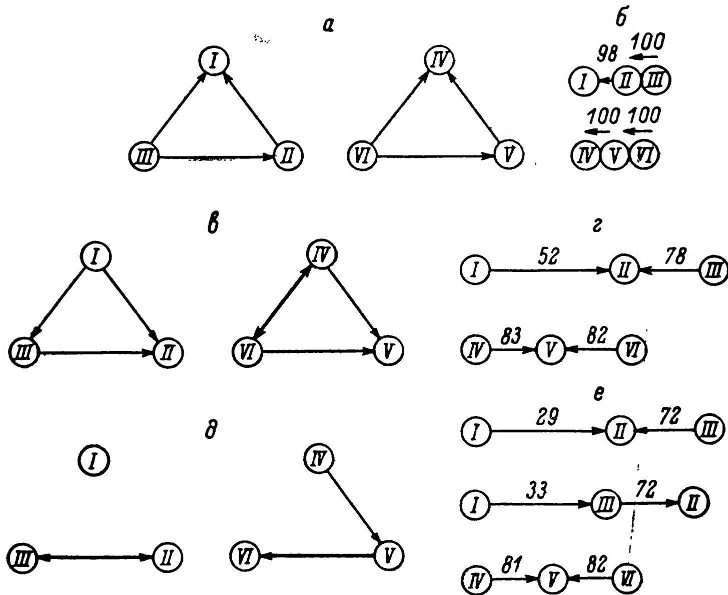


Рис. 4. Графы отношений включения и оптимальные ориентированные дендриты, построенные по численности деревьев при $\delta \geqslant 98$ % (*а*, *б*), по численности подроста древесных пород при $\delta \geqslant 46$ % (*в*, *г*) и по его надземной фитомассе при $\delta \geqslant 46$ % (*д*, *е*).

Заключение

В отличие от классических симметричных мер (сходства, расстояния и др.) несимметричные меры включения позволяют установить 3 типа отношений между сравниваемыми объектами: включение, сходство и включение—сходство. Это дает возможность широко использовать их при сравнении разновесовых множеств.

Рассматриваемые в данной статье 2 метода анализа отношений между объектами — путем заданной пороговой величины и формального беспорогового подхода — имеют свои определенные достоинства и недостатки. Анализ отношений с помощью пороговых величин позволяет выявить не только сильные, но и слабые связи между объектами. Однако этот метод не дает возможности одновременно анализировать большую выборку объектов и автоматизировать их обработку. Второй метод — без использования порогов — выявляет только сильные связи, но при этом можно создать единый алгоритм машинной обработки для большого числа объектов, поэтому выбор методов анализа отношений включения, сходства и включения—сходства с помощью мер включения зависит от конкретных задач исследования.

Приведенные в качестве конкретного примера отношения между ненарушенными и в разной степени нарушенными пожаром сообществами с помощью мер включения позволяют установить не только характер перестройки различных структурных частей сообществ после пожара, но и более полно раскрыть связи между ними.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Комарова Т. А.*, *Сёмкин Б. И.* Первичные сукцессии тундровых сообществ долины реки Амгуэмы (Центральная Чукотка). — Комаровские чтения, 24. Владивосток, 1976, с. 36—61. — *Сёмкин Б. И.* Дескриптивные множества и их приложения. — В кн.: Исследование систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973, с. 83—94. — *Сёмкин Б. И.* Эквивалентность мер близости и иерархическая классификация многомерных данных. — В кн.: Иерархические классификационные построения в экологии и систематике. Владивосток, 1979, с. 97—112. — *Сёмкин Б. И.*, *Комарова Т. А.* Анализ фитоценотических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуэмы на Чукотке). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 1, с. 54—63. — *Сёмкин Б. И.*, *Комарова Т. А.* Методика по использованию мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ Южного Сихотэ-Алиня). — Препринт. Владивосток, 1980. 56 с. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, 1968. 565 с. — *Юрцев Б. А.*, *Сёмкин Б. И.* Изучение кон-

кретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718. — *Egler F. E.* Vegetation science concepts. Initial floristic composition-factor in old-field vegetation development. — Vegetatio, 1954, vol. 4, p. 412—417. — *Orloci L.* Multivariate analysis in vegetation research. The Hague: Junk, 1975. 275 p.

Тихоокеанский институт
географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Поступило 21 XII 1982.

УДК 581.036.3 : 581.45 : 582.948.2

Бот. журн., т. 70, № 1

И. Е. Каменцева

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ВЕСЕННИХ И ЛЕТНИХ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PULMONARIA* (*BORAGINACEAE*)

I. E. KAMENTSEVA. THERMOSTABILITY OF CELLS IN SPRING AND SUMMER LEAVES OF SOME SPECIES OF THE GENUS *PULMONARIA* (*BORAGINACEAE*)

Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках летних листьев *Pulmonaria obscura*, *P. officinalis*, *P. officinalis* subsp. *euofficinalis*, *P. saccharata* выше, чем в клетках их весенних листьев. Это коррелирует с температурными условиями развития и функционирования весенних и летних листьев. Кроме этого, у весенних листьев обнаружены межвидовые различия в теплоустойчивости движения протоплазмы. Из изученных видов самая низкая теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках *P. obscura* — вида с наиболее северным ареалом, самая высокая — у *P. saccharata* — вида, распространенного в наиболее южных широтах.

Теплоустойчивость способности к плазмолизу в клетках весенних и летних листьев изученных видов рода *Pulmonaria* сильно колеблется из года в год. Установить причины этого не удалось, но они не связаны с колебаниями температуры. Наличие незакономерных колебаний теплоустойчивости способности к плазмолизу у видов рода *Pulmonaria* не позволяет использовать этот показатель для сравнения температурной чувствительности клеток этих объектов.

При анализе роли клеток в приспособлении растений к температуре среды было установлено наличие прямой корреляции между теплолюбивостью растений и теплоустойчивостью их клеток. У видов, произрастающих при более низкой температуре среды, теплоустойчивость клеток ниже, чем у родственных видов из более теплых мест обитания (Александров, 1975). Есть также данные о том, что части одного и того же растения, развивающиеся и функционирующие при разной температуре среды, имеют неодинаковую клеточную устойчивость. В частности мы показали, что весенние листья *Pulmonaria obscura* обладают более низкой теплоустойчивостью движения протоплазмы, фотосинтеза, дыхания и способности к плазмолизу, чем летние листья (Каменцева, 1974).

Задача этой работы — сравнить теплоустойчивость клеток весенних и летних листьев еще не исследованных видов рода *Pulmonaria*, а также сопоставить температурную чувствительность клеток разных видов данного рода. Наблюдения проводили в различные календарные сроки и повторяли в разные годы. Это дало возможность оценить влияние колебаний температуры окружающей среды на уровень теплоустойчивости изучаемых функций клетки.

Материал и методика

Изученные нами виды рода *Pulmonaria* — раноцветущие многолетние травы. Вегетация их начинается сразу же после таянья снега и продолжается в течение всего лета. Они относятся к тем немногим лесным растениям, которые приспособились к резким изменениям климатических условий весной и летом путем смены весенних побегов на летние (Горышина, 1962). Весной, еще до распускания листьев на деревьях, у изучаемых видов появляются цветочные побеги с небольшими стеблевыми листьями, постепенно отмирающими с наступлением

лета. На смену им в начале лета развиваются розетки крупных прикорневых листьев, которые вегетируют до глубокой осени, а иногда перезимовывают. Весной по сравнению с летом наблюдаются, помимо низкой температуры воздуха, резкие ее колебания в течение суток, бо́льшая влажность почвы, бо́льшая освещенность. Весенние побеги *P. obscura* начинают развиваться при температуре почвы 0—2°, а летние — при 7—11 °С (Горышина, 1969). Различные условия существования весенних и летних листьев нашли свое отражение в их анатомо-физиологических особенностях. У весенних листьев *P. obscura* наблюдается более интенсивная транспирация, большее содержание воды, бо́льшая толщина, мелкие клетки и др. (Горышина, 1962). К этому следует добавить, что интенсивность фотосинтеза, как потенциального, так и истинного, а также дыхания выше у весенних листьев (Горышина, 1969; Каменцева, 1969). Правда, молодые летние листья имеют такую же высокую интенсивность фотосинтеза и дыхания, как и весенние листья, хотя в дальнейшем интенсивность этих процессов резко падает и остается на низком уровне в течение всей остальной вегетации (Горышина, 1969).

Объектами нашего исследования были следующие виды: *P. obscura* Dumort., *P. officinalis* L., *P. officinalis* L. subsp. *euofficinalis* и *P. saccharata* Mil. *P. obscura* — умеренно континентальный вид, распространенный на востоке до Урала, на севере — до южной Финляндии и Швеции, на западе — до восточной Бельгии и Франции, на юге — до Румынии (Попов, 1953; Merxmüller, Sauer, 1972; Bolliger, 1978). *P. officinalis* — альпийско-средиземноморский, реже встречаемый вид, не заходящий так далеко на север, как *P. obscura*. Центр распространения *P. officinalis* — восточные Альпы, в центральной Европе этот вид распространен мозаично, в СССР встречается в Верхне-Днестровской, Прибалтийской и Днепропетровской областях и в Молдавии (Попов, 1953; Merxmüller, Sauer, 1972; Bolliger, 1978). *P. saccharata* встречается на юго-востоке Франции, Апеннинском полуострове (Merxmüller, Sauer, 1972); возможно, этот вид имеет культурное происхождение (Полетико, Мишенкова, 1967).

Определение теплоустойчивости клеток листьев *P. obscura* проводили у растений, собранных в естественных местах обитания (Ленинградская обл.), а также у экземпляров, произрастающих в открытом грунте на территории Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Все остальные виды культивировались здесь же в открытом грунте, *P. officinalis* subsp. *euofficinalis* был выращен из корневищ, присланных из Болгарии. Мы пользуемся случаем поблагодарить сотрудницу Софийского университета Л. Дражеву, любезно предоставившую нам корневища. *P. saccharata* была выращена из сеянцев, присланных из Голландии.

Работу вели в течение весенне-летнего, отчасти осеннего, периодов в 1977, 1979, 1980 и 1982 гг. Определение теплоустойчивости клеток проводили у закончивших рост листьев, причем весенние листья (3—4 ярус) брали с растений в стадии цветения и плодоношения. Необходимость работы с закончившими рост листьями связана с тем, что у растущих листьев уровень теплоустойчивости движения протоплазмы ниже, чем у выросших листьев (Горбань, 1972). О температурной чувствительности клеток эпидермы судили на основании определения теплоустойчивости двух клеточных функций: движения протоплазмы и способности к плазмолизу. Для этого небольшие высечки листьев (7×5 мм) прогревали 5 мин в водяном термостате и перед микроскопированием инфильтрировали с помощью шприца водой (при определении теплоустойчивости движения протоплазмы) или плазмолитиком (при определении теплоустойчивости способности к плазмолизу). После этого под микроскопом сразу регистрировали наличие движения протоплазмы или наличие плазмолиза через 10—20 мин после инфильтрации плазмолитиком. В качестве плазмолитика использовали сахарозу или азотнокислый калий, концентрация которых была на 0.1—0.2 М выше вызывающей пограничный плазмолиз. Теплоустойчивость характеризовали максимальной температурой, после 5-минутного воздействия которой еще сохраняется движение протоплазмы или способность к плазмолизу (Александров, 1963). Полученные данные оценивали с помощью критерия Стъюдента для $p \leqslant 0.05$.

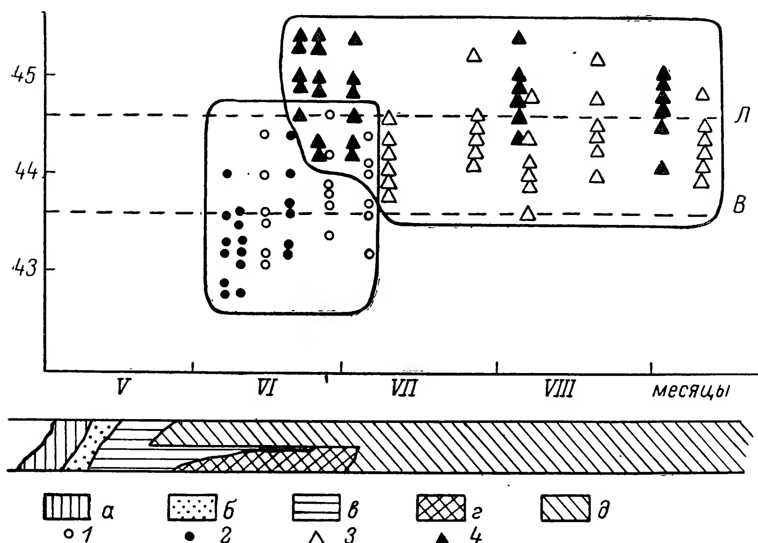


Рис. 1. Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках эпидермы весенних и летних листьев *Pulmonaria officinalis* subsp. *euofficinalis*.

На оси абсцисс — дата измерений; *на оси ординат* — теплоустойчивость движения протоплазмы, °С. Весенние листья: *1* — 1977 г., *2* — 1979 г.; летние листья: *3* — 1977 г., *4* — 1979 г. *Штриховой* линией обозначены средние значения теплоустойчивости для весенних *В* и летних *Л* листьев. В нижней части рисунка — феноспектр в 1979 г.: *а* — появление весенних побегов, *б* — бутонизация, *г* — цветение и плодоношение, *д* — развитие летних побегов.

Результаты и обсуждение

Ранее было показано, что теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках эпидермы весенних листьев *P. obscura* ниже, чем в клетках летних листьев (Каменцева, 1974). Оказалось, что эта закономерность свойственна и другим видам рода *Pulmonaria*. На рис. 1 в качестве примера приведены результаты, полученные для *P. officinalis* subsp. *euofficinalis* при изучении теплоустойчивости движения протоплазмы в ходе вегетации в течение двух лет. Точки, характеризующие теплоустойчивость клеток весенних листьев, группируются в области более низких температур, чем точки, характеризующие теплоустойчивость летних листьев, хотя и имеет место частичное перекрывание температурных зон, в которых они расположены. Каждая точка на графике является результатом определения теплоустойчивости движения протоплазмы в одном листе. В разных листьях при измерении в один и тот же день теплоустойчивость может довольно сильно колебаться (размах колебаний достигает 1.2°). Однако средние значения теплоустойчивости в течение одного сезона и в разные годы дают хорошее совпадение: наблюдаемые колебания укладываются в биологический разброс и не зависят от температуры в предшествующие дни. Коэффициент корреляции между теплоустойчивостью движения протоплазмы в клетках весенних, а также летних листьев и максимальной и минимальной температурой накануне и за 7 дней до определения не превышает, как правило, 0.48 и не является статистически значимым.

Аналогичная картина была получена и для других видов рода *Pulmonaria*. Представленные в табл. 1 усредненные данные с несомненностью говорят о более низкой теплоустойчивости движения протоплазмы в весенних листьях всех исследованных видов рода *Pulmonaria*. Особенный интерес представляют результаты, полученные для *P. saccharata*. В условиях Ленинграда у этого вида стеблевые «весенние» листья сохраняются до конца августа. Несмотря на это, теплоустойчивость движения протоплазмы весенних листьев ниже, чем летних. Разница не так велика, как, например, у *P. obscura*, но статистически достоверна (табл. 1).

Наряду со сравнением теплоустойчивости клеток весенних и летних листьев одного вида приведенные в табл. 1 данные позволяют провести межвидовое сопоставление теплоустойчивости движения протоплазмы. Клетки весенних

ТАБЛИЦА 1

Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках эпидермы весенних (В) и летних (Л) листьев у некоторых видов рода *Pulmonaria*

Вид	Максимальная температура 5-минутного прогрева, после которой сохраняется движение протоплазмы			Число измерений		*p*
	В	Л	Л-В	В	Л	
P. obscura	42.8±0.1	44.2±0.1	+1.4	42	42	0.01
P. officinalis	43.3±0.1	44.3±0.1	+1.0	48	66	0.01
P. officinalis subsp. *euofficinalis*	43.6±0.1	44.5±0.1	+0.9	36	60	0.01
P. saccharata	44.2±0.1	44.8±0.1	+0.6	63	42	0.05

ТАБЛИЦА 2

Теплоустойчивость способности к плазмолизу эпидермальных клеток весенних (В) и летних (Л) листьев у некоторых видов рода *Pulmonaria*

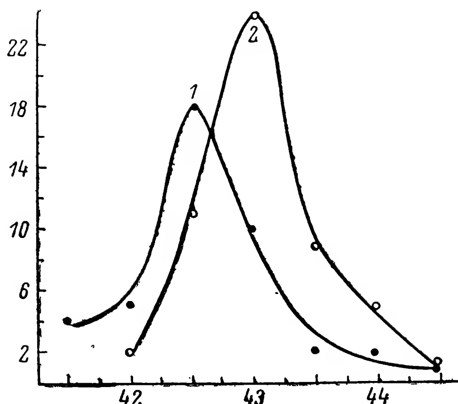
Вид	Год	Плазмолитик	Максимальная температура 5-минутного прогрева, после которой сохраняется способность к плазмолизу			Число измерений	
			В	Л	Л-В	В	Л
P. obscura	1971	Сахароза	56.3±0.3	58.8±0.2	+2.5	12	12
	1980	»	58.3±0.3	57.2±0.2	−1.1	6	18
P. officinalis	1980	»	58.5±0.1	58.5±0.1	0	18	30
P. officinalis subsp. *euofficinalis*	1977	»	57.0±0.2	58.2±0.2	+1.2	24	30
	1980	»	57.1±0.2	56.6±0.1	−0.5	12	18
P. obscura	1979	KNO_3	58.0±0.1	56.7±0.2	−1.3	36	36
P. officinalis	1979	»	58.5±0.1	58.1±0.1	−0.4	30	36
	1980	»	56.8±0.3	57.2±0.2	+0.4	12	18
P. officinalis subsp. *euofficinalis*	1979	»	57.3±0.2	55.5±0.2	−1.8	18	18

листьев разных видов имеют неодинаковую устойчивость движения протоплазмы к нагреву. Из исследованных видов самая низкая теплоустойчивость этой функции в клетках *P. obscura*, самая высокая — у *P. saccharata*. Промежуточное положение занимают два подвида *P. officinalis*, теплоустойчивость клеток которых значимо отличается от таковой у *P. obscura*, с одной стороны, и *P. saccharata* — с другой. Между *P. officinalis* и *P. officinalis* subsp. *euofficinalis* различия в теплоустойчивости движения протоплазмы недостоверны. В летних листьях значимые различия в теплоустойчивости движения протоплазмы имеются только между крайними представителями ряда: *P. obscura* и *P. saccharata* (p=0.05); *P. officinalis* и *P. officinalis* subsp. *euofficinalis* не отличаются достоверно по этому признаку ни от *P. obscura*, ни от *P. saccharata* (табл. 1).

Ранее при изучении температурной чувствительности клеток *P. obscura* было показано, что в весенних листьях подавление способности к плазмолизу так же как и подавление движения протоплазмы, происходят при более низких температурах прогрева, чем в клетках летних листьев (Каменцева, 1974). Однако исследование температурной чувствительности способности к плазмолизу у *P. obscura* и других видов рода *Pulmonaria* в последующие годы не подтвердило этого вывода и дало противоречивые результаты. Теплоустойчивость этой функции незакономерно менялась из года в год, причем в некоторые годы у весенних листьев нарушение способности к плазмолизу происходило при более низкой температуре, чем у летних, в другие годы наоборот. В некоторых случаях температурная чувствительность этого показателя в обеих генерациях листьев была одинаковой (табл. 2). При этом соотношение теплоустойчивости способности к плазмолизу в весенних и летних листьях в разные годы могло меняться в разных направлениях. Например, у *P. obscura* в 1980 г. в весенних листьях

Рис. 2. Распределение величин теплоустойчивости движения протоплазмы в клетках весенних листьев *Pulmonaria obscura* (*1*) и *P. officinalis* (*2*).

На оси абсцисс — теплоустойчивость движения протоплазмы, °С; *на оси ординат* — число растений с данной теплоустойчивостью.



способность к плазмолизу исчезала после прогрева при температуре, на 2° более высокой, чем в 1971 г., а в летних листьях — при температуре, на 1.6° более низкой (табл. 2). Определенная в один и тот же день на разных листьях теплоустойчивость способности к плазмолизу, так же как теплоустойчивость движения протоплазмы, сильно колеблется (размах достигает 2°). Однако средние значения теплоустойчивости в разные календарные сроки одного года мало меняются.

Трудно сказать, в чем причина неоднородности результатов при определении теплоустойчивости способности к плазмолизу в разные годы. Скорее всего она не связана с применением разных плазмолитиков, так как колебания в уровнях теплоустойчивости наблюдались при использовании как сахарозы, так и KNO_3 (табл. 2). Однако в некоторых случаях KNO_3 несомненно оказывал повреждающее действие на клетки представителей рода *Pulmonaria*: у *P. officinalis* в 1980 г. определенная с его помощью теплоустойчивость способности к плазмолизу оказалась ниже, чем при использовании сахарозы (при работе на половинках одних и тех же листьев). Аналогичные данные были получены ранее при работе с некоторыми видами мхов (Антропова, 1973). Можно было бы думать, что колебания в уровнях теплоустойчивости способности к плазмолизу вызваны различиями в температурных условиях произрастания в разные годы, так как, согласно литературным данным, в экспериментальных условиях теплоустойчивость этой функции может меняться адекватно изменению температуры окружающей среды в пределах экологически нормальных температур (Кислюк, Горбань, 1980; Кислюк, Васьковский, 1982). У исследованных видов рода *Pulmonaria*, так же как и у ряда других видов (Кислюк, Палеева, 1983), в эксперименте не удалось обнаружить статистически значимой корреляции между теплоустойчивостью способности к плазмолизу и максимальной и минимальной температурами произрастания. Следовательно, в клетках листа видов рода *Pulmonaria* не происходит сдвига температурной чувствительности этой функции, адекватного изменениям температуры среды. Напомним, что мы работали на растениях, произрастающих в открытом грунте. По-видимому, температурная чувствительность полупроницаемости протопласта в природных условиях находится под контролем не только температуры, но и каких-то других факторов. Вследствие этого теплоустойчивость способности к плазмолизу сильно варьирует из года в год и не может быть использована для исследования температурной чувствительности видов рода *Pulmonaria*, растущих в природных условиях.

Другое дело — теплоустойчивость движения протоплазмы. Все литературные данные говорят о том, что этот показатель в высшей степени консервативен и не зависит от окружающей температуры в пределах экологической нормы (Александров, 1975; Alexandrov, 1977). Мы также получили хорошо воспроизводимые результаты при определении температурной чувствительности движения протоплазмы в эпидерме весенних и летних листьев разных видов рода *Pulmonaria*. Это позволяет нам утверждать, что в клетках весенних листьев всех изученных видов рода *Pulmonaria* теплоустойчивость движения протоплазмы ниже, чем в клетках летних листьев, что отвечает разнице в температурном режиме, при котором эти листья развиваются и функционируют. Нельзя не отметить, что у видов с более северным ареалом — *P. obscura* и *P. officinalis* — весенние и летние листья по теплоустойчивости движения протоплазмы различаются в большей степени, чем у *P. saccharata*, распространенного южнее.

Клетки весенних листьев разных видов рода *Pulmonaria* также обладают неодинаковой теплоустойчивостью движения протоплазмы. Среди изученных видов дальше всего на север заходящий *P. obscura* имеет наименьшую теплоустойчивость движения протоплазмы, а *P. saccharata*, ареал которого лежит в более южных широтах, характеризуется наибольшей клеточной устойчивостью. Подобные четкие межвидовые различия не были обнаружены для летних листьев. Возможно, это является результатом большего сходства микроклиматических температурных условий в летний период у этих лесных видов, несмотря на различие их ареалов.

В заключение следует остановиться на обнаруженной нами небольшой, но вполне статистически значимой разнице в теплоустойчивости движения протоплазмы клеток весенних листьев *P. obscura* и *P. officinalis* (табл. 1, рис. 2). Виды эти близки по многим морфологическим признакам, по распространению и по срокам вегетации. Длительное время многие авторы считали *P. obscura* подвидом *P. officinalis* (Gams, 1927; Попов, 1953). Однако после того как было установлено, что *P. obscura* и *P. officinalis* имеют разное число хромосом (2n=14 и 2n=16 соответственно), они рассматриваются как самостоятельные виды (Merxmüller, Sauer, 1972; Bolliger, 1978). Различия в уровне теплоустойчивости движения протоплазмы в клетках весенних листьев *P. obscura* и *P. officinalis* являются дополнительным подтверждением правильности этого выделения.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. — Тр. БИН АН СССР. 1963, сер. IV, Экспер. бот., вып. 16, с. 234—280. — *Александров В. Я.* Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с. — *Антропова Т. А.* Значение выбора плазмолитика для определения теплоустойчивости клеток мхов плазмолитическим методом. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1597—1602. — *Горбань И. С.* Возрастные изменения устойчивости растительности клеток к различным повреждающим агентам. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 10, с. 1253—1264. — *Горышина Т. К.* О некоторых анатомо-физиологических особенностях весенних и летних листьев медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort.). — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1962, № 3, с. 109—112. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с. — *Каменцева И. Е.* Теплоустойчивость фотосинтеза и дыхания весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. — ДАН СССР, 1969, т. 186, № 4, с. 968—970. — *Каменцева И. Е.* Теплоустойчивость клеток и некоторых белков весенних и летних листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 417—421. — *Кислюк И. М., Васьковский М. Д.* Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. — Бот. журн., 1982, т. 66, № 12, с. 1710—1720. — *Кислюк И. М., Горбань И. С.* Влияние температуры выращивания на температурную зависимость фотосинтеза и теплоустойчивость некоторых функций листа *Tradescantia albiflora*. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 10, с. 1383—1391. — *Кислюк И. М., Палеева Т. В.* Теплоустойчивость разных функций клеток арктических растений в зависимости от окружающей температуры. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1614—1620. — *Полетико О. М., Мишенкова А. П.* Декоративные травянистые растения открытого грунта. — Л.: Наука, 1967. 208 с. — *Попов М. Г.* Медуница — р. *Pulmonaria* L. — В кн.: Флора СССР, т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 344—351. — *Alexandrov V. Ja.* Cells, molecules and temperature. Berlin etc.; Springer—Verlag, 1977. 330 p. — *Bolliger M.* Die Pulmonaria obscura-officinalis-Gruppe in der Schweiz. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1978, Bd 88, N 1—2, S. 30—62. — *Gams H. Pulmonaria.* — In: *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 1927, Bd 5, N 3, S. 2209—2220. — *Merxmüller H., Sauer W. Pulmonaria* L. — In: Flora Europea, 1972, vol. 3, p. 100—104.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 X 1983.

УДК 581.33 : 582.683.2 Бот. журн., т.70, № 1

Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса

РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ У *ALLIARIA OFFICINALIS* (*BRASSICACEAE*)

L. E. BELYAEVA, N. S. FURSA. SEED DEVELOPMENT IN *ALLIARIA OFFICINALIS* (*BRASSICACEAE*)

Изучены развитие эндосперма, зародыша и строение семенной кожуры у *Alliaria officinalis*. Эндосперм развивается по ядерному типу; зародыш — по типу Capsella, свойственному большинству видов сем. *Brassicaceae*. По сравнению с другими исследованными видами этого семейства у *A. officinalis* зигота более длительное время пребывает в состоянии относительного покоя, позже наблюдаются гистогенная дифференциация зародыша и образование гипофизарной клетки. Семенная кожура состоит из 4 слоев. Накопление неметилированных гликофлавоноидов происходит в подстилающем и особенно пигментном слоях.

Исследования эмбриогенеза, скорости гистогенной дифференциации зародыша и заложения гипофизарной клетки имеют большое значение для решения вопросов филогенетической систематики, так как они отражают особенности индивидуального и исторического развития организмов (Яковлев, 1958).

В качестве объекта исследования мы избрали вид *Alliaria officinalis* Andrz. в связи с тем, что он является перспективным лекарственным растением, а также используется как салатная и пряная культура. По сравнению с другими видами сем. *Brassicaceae* это растение представляет собой богатый источник неметилированных гликофлавоноидов, обладающих противовирусным, ранозаживляющим, анальгезирующим и другими типами биологического действия. *A. officinalis* входит в состав недостаточно изученной в эмбриологическом отношении трибы *Sisymbrieae*, положение которой в системе *Brassicaceae* до настоящего времени остается спорным.

В предыдущем сообщении (Беляева, Фурса, 1982) нашли отражение результаты исследований гликофлавоноидов и формирования мужских и женских структур цветка *A. officinalis*. Продолжая изучение этого растения, приводим в настоящей работе результаты исследований состава флавоноидов и развития семени.

Материал и методика

Фиксацию завязей цветков и разновозрастных семян *A. officinalis* осуществляли по способу Навашина. Материал фиксировали каждые три дня, начиная с момента зацветания и заканчивая созреванием семян. Обработку материала и изготовление препаратов проводили по общепринятой цитоэмбриологической методике. Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и кислым фуксином с подкраской метиленовым зеленым по Модилевскому. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4. Накопление запасных питательных веществ и флавоноидов изучали на живом материале, используя микрохимические реакции и метод хроматографии на бумаге.

Результаты исследования

О п л о д о т в о р е н и е. Завязи *A. officinalis* содержат большое число семяпочек. На рыльце пестика попадает определенное количество пыльцевых зерен, из которых почти все прорастают. Несколько пыльцевых трубок наблюдается и в тканях столбика, но в зародышевый мешок через микропиле входит только одна из них. Этому виду свойственна порогамия. Содержимое пыльцевой трубки изливается в одну из синергид, которая при этом разрушается (рис. 1, *1*). Разрушение второй синергиды наблюдается после первого деления зиготы. Из синергиды содержимое пыльцевой трубки вместе со спермием выходит в межклеточное пространство между апикальным концом яйцеклетки и центральной клеткой. Слияние спермиев с ядром яйцеклетки и ядром центральной клетки происходит неодновременно. Оно быстрее осуществляется в центральной клетке. Объединение спермия с ядром яйцеклетки наблюдается в тот момент, когда

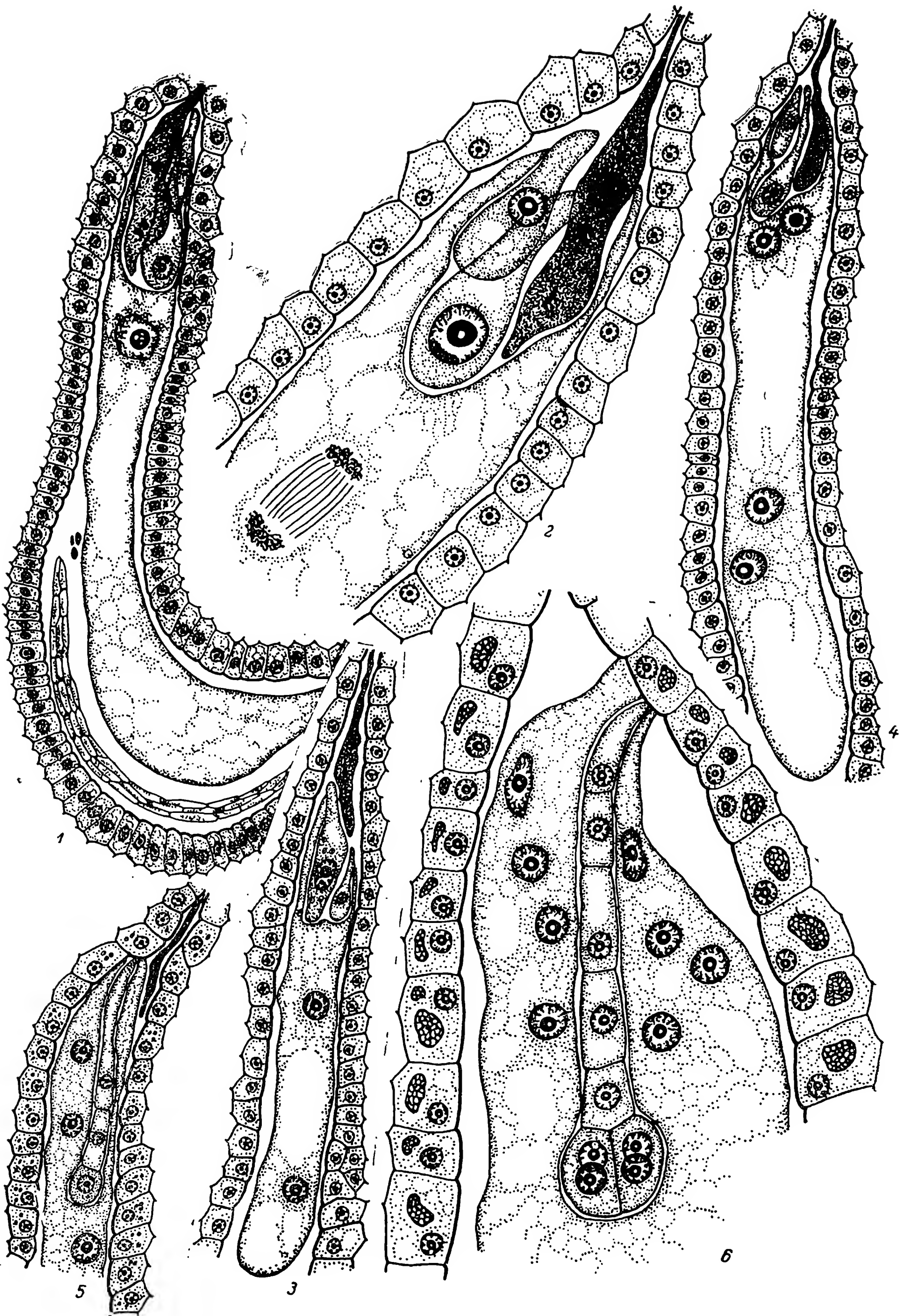


Рис. 1. Процесс оплодотворения и развитие эндосперма.

1 — вхождение пыльцевой трубки со спермием в синергиду, 2 — слияние спермия с ядром яйцеклетки и телофаза первичного ядра эндосперма, 3 — 2-ядерный эндосперм, 4 — 4-ядерный эндосперм, 5 — многоклеточный эндосперм на стадии образования апикальной клетки и двухклеточного суспензора, 6 — многоклеточный эндосперм на стадии квадранта проэмбрио.

образовавшееся триплоидное первичное ядро эндосперма приступает к митозу (рис. 1, *2*). В контакте с ядром яйцеклетки спермий увеличивается в объеме, его хроматин постепенно разрыхляется, и при полном исчезновении в ядре появляется второе ядрышко, которое можно видеть до момента образования в зародышевом мешке 2 и даже 4 ядер эндосперма (рис. 1, *3*, *4*). Полное слияние половых ядер происходит до начала митотических делений зиготы. Следовательно, двойное оплодотворение проходит по премитотическому типу. Деление первичного ядра эндосперма всегда предшествует делению зиготы.

Эндосперм развивается по нуклеарному типу, как и у других видов из сем. *Brassicaceae* (Яковлев, Алимова, 1976; Беляева, Родионова, 1983), проходя ценоцитную и клеточную фазы развития.

Первое митотическое деление первичного ядра эндосперма проходит вблизи оплодотворяющейся яйцеклетки. Ахроматиновое веретено располагается вдоль центральной клетки. Оба дочерних ядра размещаются по продольной оси зародышевого мешка. Они расходятся друг от друга на значительное расстояние, между ними образуется крупная вакуоль (рис. 1, *3*, *4*). Второе деление происходит в обоих ядрах одновременно, фигуры деления размещаются почти перпендикулярно к первому веретену. Несколько последующих делений также проходят синхронно, но затем синхронность нарушается. Раньше приступают к делению ядра, расположенные ближе к центру зародышевого мешка, постепенно этот процесс распространяется к его концам. На ценоцитной стадии развития эндосперма в полости зародышевого мешка ядра распределяются неравномерно. Наибольшее их число скапливается в микропилярной и халазальной частях, т. е. там, где проходят наиболее интенсивные обменные процессы (рис. 1, *5*, *6*). По сравнению со средней частью на концах зародышевого мешка ядра крупнее и нередко принимают неправильную форму. В средней части ядра эндосперма располагаются преимущественно по периферии и в цитоплазменных тяжах, пересекающих центральную вакуоль. На стадии шаровидного зародыша в цитоплазме периферической зоны ядерного эндосперма обнаруживаются хлоропласты.

В клеточное состояние эндосперм переходит на стадии сердцевидного зародыша, т. е. когда в нем начинают образовываться семядоли. По мере роста и развития зародыша эндосперм, расположенный в центре зародышевого мешка, постепенно используется зародышем. Когда зародыш приобретает подковообразную форму, в периферических 5—6 слоях эндосперма накапливаются запасные питательные вещества главным образом в виде алейроновых зерен, жиров и незначительного количества крахмала. По сравнению с другими изученными нами видами сем. *Brassicaceae* (Беляева и др., 1977; Беляева, 1977а, 1978) у *A. officinalis* число слоев клеточного эндосперма, заполненных питательными веществами, значительно больше. В зрелом семени от клеточного эндосперма остается 1—2 ряда, образующих алейроновый слой.

Зародыш в своем развитии проходит проэмбриональную и эмбриональную фазы. Началом перехода из первой во вторую является образование эмбриодермы (Яковлев, 1971). Проэмбриональная фаза начинается с момента первого деления зиготы. Ядро и цитоплазма смещаются в апикальный конец клетки, а в базальном конце образуется крупная вакуоль (рис. 2, *1*). Апикальный конец зиготы и ее латеральные стороны плотно прижаты к эндосперму, а базальный конец прикрепляется к одной из боковых стенок зародышевого мешка в микропилярной части. Первое деление зиготы происходит с заложением поперечной перегородки, когда в зародышевом мешке содержится не менее 10—12 эндоспермальных ядер. Образуется маленькая апикальная клетка *ca* и большая, более вакуолизированная базальная клетка *cb* (рис. 2, *2*). Второе деление с образованием поперечной перегородки проходит в удлиненной клетке *cb*, при этом также образуются две разные по величине и количественному содержанию цитоплазмы клетки *ci* и *m* (рис. 2, *3*). Большая клетка *ci*, примыкающая к стенке зародышевого мешка, впоследствии не делится. Остальные клетки суспензора и гипофизарная являются производными *m*, делящимися только поперечно.

Апикальная клетка приступает к делению, когда суспензор состоит из пяти клеток — *h*, *k*, *f'*, *f''* и *ci*. В отличие от базальной клетки апикальная делится продольно на две равные по величине клетки, образуя двухклеточный проэмбрио (рис. 2, *4*). Второе деление клеток проэмбрио перегородкой, перпендикулярной к первой, приводит к образованию четырехклеточного проэмбрио, все клетки которого делятся одновременно, образуя в октанте два яруса клеток (рис. 2, *5*). Верхний ярус клеток соответствует семядольному району, а нижний — гипокотильному. Со стадии октанта более частые деления проходят в клетках проэмбрио, чем в суспензоре. В дальнейшем первыми начинают делиться клетки гипокотильного района (рис. 2, *6*), что, очевидно, связано с более интенсивными

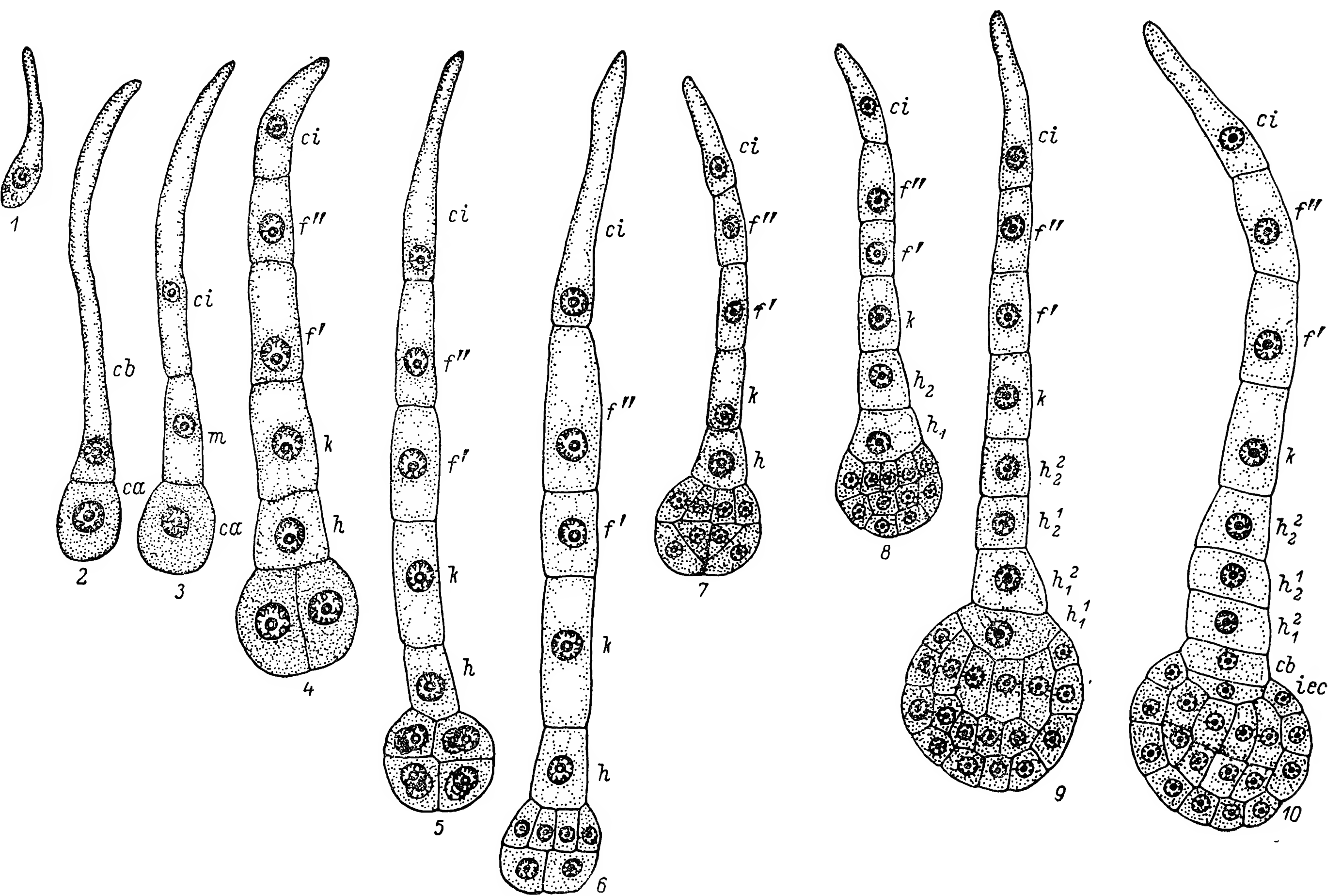
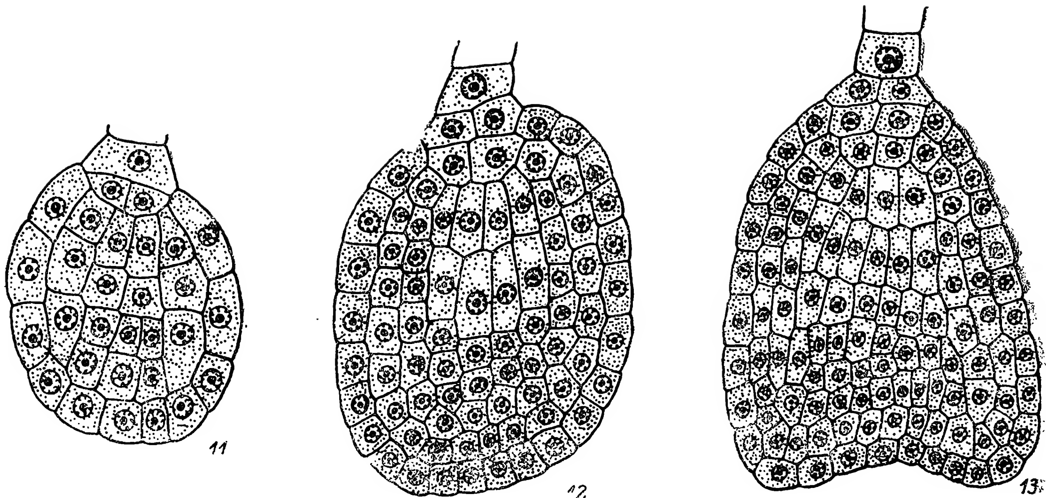


Рис. 2. Развитие зародыша.

1—14 — фазы развития зародыша и суспензора.



процессами, протекающими в клетках, примыкающих к суспензору, через который к проэмбрио поступают питательные и биологически активные вещества. Затем начинают делиться и клетки верхнего яруса (рис. 2, *7*). Из внешних клеток дифференцируется эмбриодерма. После образования внутренних и внешних клеток верхняя клетка суспензора h делится на h_1 и h_2, в результате происходит образование шестиклеточного суспензора (рис. 2, *8*). Когда эмбриодерма насчитывает не менее чем 6 клеток, продольно делятся внутренние клетки нижнего яруса, а вскоре за ними и клетки верхнего яруса, образуя инициали периблемы и пleромы. Число клеток эмбриодермы увеличивается за счет поперечных делений. В суспензоре делятся клетка h_1 на h_1^1 и h_1^2, а h_2 — на h_2^1 и h_2^2, в результате чего, когда эмбриодерма состоит не менее чем из 10 клеток на пятой клеточной генерации производных базального яруса, образуется гипофизарная клетка h_1^1 (рис. 2, *9*). Последняя вскоре делится поперечно на 2 дочерние: меньшую линзообразную клетку *iec* и большую, плоскую клетку *co* (рис. 2, *10*). Клетка *iec* первой приступает к делению, а затем за ней следует клетка *co*. Обе клетки делятся продольно (рис. 2, *11*, *12*). Далее происходит поперечное деление производных линзообразной клетки, в результате чего возникают три яруса клеток (рис. 2, *13*). Из производных клетки *iec* образуются инициали центрального цилиндра корня, а из производных клетки *co* — инициали корневого чехлика.

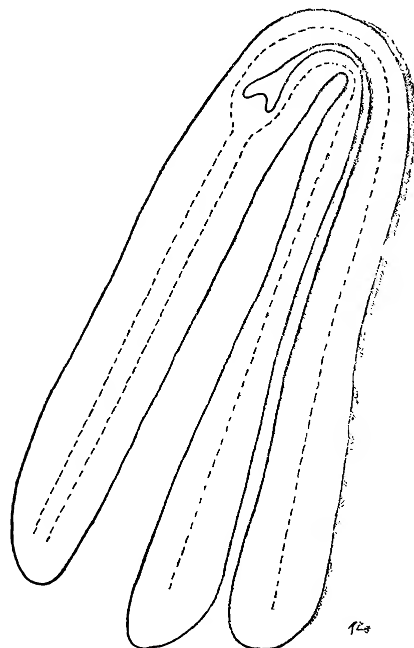


Рис. 2 (*продолжение*).

За исключением эмбриодермы, в шаровидном зародыше число клеток первоначально увеличивается за счет продольных делений в клетках обоих ярусов, а затем и за счет поперечных. Перед образованием семядолей клетки пleромы отличаются от клеток периблемы. Первые, более крупные, вытянуты в продольном направлении, вторые примерно равной величины по всем направлениям (рис. 2, *12*, *13*). Начиная со стадии сердцевидного зародыша число клеток суспензора уменьшается, что частично связано с переходом зародыша на собственное питание и накоплением в нем запасных и биологически активных веществ.

Инициали семядолей образуются в результате более частых делений в клетках противоположных концов верхнего семядольного яруса зародыша (рис. 2, *13*). Когда в нем возникают бугорки семядолей, клетки основной меристемы и

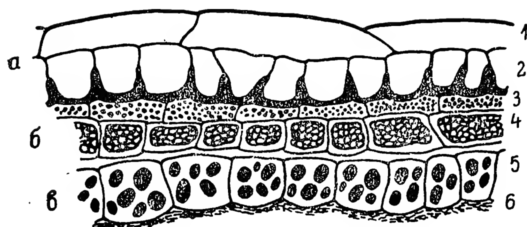


Рис. 3. Семенная кожура и эндосперм.

а — трансформированные клетки наружного интегумента (*1* — наружный слой — эпидерма, *2* — палисадный слой); *б* — трансформированные клетки внутреннего интегумента (*3* — подстилающий слой, *4* — пигментный слой); *в* — остатки эндосперма (*5* — алейроновый слой, *6* — гиалиновый слой).

прокамбия по сравнению с клетками эмбриодермы становятся более вакуолизированными. По мере развития зародыша происходит постепенное разрастание семядолей и гипокотиля, главным образом в длину за счет поперечных делений. Зародыш принимает торпедовидную форму. Так как зародышевый мешок после оплодотворения разрастается и изгибается, то и зародыш вскоре становится изогнутым и принимает подковообразную форму (рис. 2, *14*). У него в зоне гипокотиля и семядолей хорошо выражен прокамбиальный тяж. Эпикотиль имеет вид вытянутого бугорка, состоящего из меристематических клеток. В полностью сформированном зародыше семядоли сложены пополам вдоль средней жилки. Зародышевый корень и гипокотиль примыкают к внутренней стороне одной из семядолей.

Динамика накопления веществ. В зиготе сразу после ее образования обнаруживается крахмал, который расходуется на первых стадиях развития проэмбрио, что согласуется с данными Pollok и Jensen (1964) для *Capsella bursa-pastoris*. Затем крахмал появляется на стадии шаровидного зародыша после его позеленения. По мере развития зародыша содержание в нем крахмала уменьшается, и в зрелом зародыше он обнаруживается в незначительном количестве лишь в клетках кончика зародышевого корня.

Алейроновые зерна, начиная с ранних фаз развития сердцевидного зародыша, видны сначала в клетках гипокотиля, а затем и в формирующихся семядолях. Жир, как и крахмал, выявляется с момента гистогенной дифференциации зародыша.

На стадии подковообразного зародыша, особенно возле верхушек семядолей, образуются секреторные клетки, в которых можно обнаружить вещества флавоноидного характера. Последние отмечены также в клетках гипокотиля и зародышевого корешка, примыкающих к прокамбиальному тяжу. В тканях зародыша выявляются также свободные аминокислоты.

Семенная кожура. Одновременно с развитием зародыша и эндосперма происходят изменения в тканях наружного и внутреннего интегументов. Сразу после оплодотворения во всех клетках обоих интегументов появляются крахмальные зерна и жир. В эндотелии клетки сильно вакуолизируются. Крупные вакуоли смещают цитоплазму и ядро в пристенное положение. В вакуолях появляются флавоноидные вещества, количество которых значительно возрастает ко времени появления хлоропластов в эндосперме и зародыше. Начиная со стадии подковообразного зародыша, последние обнаруживаются в подстилающем и пигментном слоях.

Во время формирования семян клетки обоих интегументов трансформируются, частично лизируются. Семенная кожура зрелых семян состоит из эпидермы, палисадного, подстилающего и пигментного слоев (рис. 3). К ним плотно примыкают алейроновый и гиалиновый слои эндосперма. Как и в случае флавоноидных О-гликозидов, неметилированные гликофлавоноиды локализуются главным образом в пигментном слое. Их количество увеличивается по мере развития семян, достигая максимального уровня к моменту созревания.

В заключение можно сделать следующие выводы.

Таким образом, у *A. officinalis* двойное оплодотворение осуществляется по премитотическому типу аналогично другим, ранее изученным видам сем. *Brassicaceae*. Эндосперм в своем развитии проходит ценоцитную и клеточную фазы. Зародыш развивается по типу Capsella (Schnarf, 1929), при котором из производных апикальной клетки образуется тело зародыша, а из производных базальной клетки — суспензор и гипофизарная клетка. Согласно известной классификации Souèges (1939), формирование зародыша у представителей сем.

Brassicaceae проходит тоже по типу Capsella, относится к IV мегархитипу серии А первого периода, где клетки проэмбрио размещены Т-образно, и осуществляется по формулам

$$ca = pco + pvt + phy + icc,$$

где *pco* — семядоли, *pvt* — точка роста эпикотиля, *phy* — гипокотиль, *icc* — инициали центрального цилиндра стебля;

$$cb = iec + co + S,$$

где *iec* — инициали центрального цилиндра корня, *co* — инициали корневого чехлика, *S* — суспензор. D. Johansen (1950) развитие зародыша Capsella относит к Onagrad-типу, при котором базальная клетка принимает незначительное участие в формировании зародыша, причем в Onagrad-типе он выделяет 2 вариации: Capsella и Alyssum. В основу выделения вариации Alyssum положены результаты изучения эмбриогенеза *Alyssum macrocarpum*, у которого после стадии трехклеточного проэмбрио базальная клетка больше не делится, суспензор образуется только со средней клетки, первое деление в гипофизарной клетке осуществляется с помощью не поперечной, а продольной перегородки. При изучении *Berteroa incana* DC. (Беляева, Фурса, 1979), близкого вида в филогенетическом отношении к роду *Alyssum* L., мы наблюдали, что первое деление гипофизарной клетки осуществляется с помощью поперечной перегородки. По-видимому, выделение в Onagrad-типе вариации Alyssum требует дальнейшего уточнения. Развитие зародыша у *A. officinalis* не уклоняется от типа, характерного для исследованных видов сем. *Brassicaceae*. Учитывая, что скорость образования эмбриодермы и гипофизарной клетки отражает признаки прогрессивной эволюции (Яковлев, 1958), при сравнении *A. officinalis* с другими видами сем. *Brassicaceae* следует отметить, что у него зигота приступает к делению позднее, чем, например, у *Arabidopsis thaliana* Heynh., который относится к той же трибе *Sisymbrieae*. Гипофизарная клетка образуется на пятой генерации после отделения периблемы от плеромы, когда эмбриодерма состоит не менее чем из 10 клеток. У *Arabidopsis thaliana* гипофизарная клетка обособляется перед отделением периблемы от плеромы и т. д. Возможно, более развитый эндосперм у *Alliaria officinalis* по сравнению с другими изученными видами сем. *Brassicaceae* (Беляева и др., 1977; Беляева, 1977а, б, 1978), более длительное пребывание зиготы в состоянии относительного покоя, поздние гистогенные дифференциации зародыша и отчленение гипофизарной клетки, накопление только гликофлавоноидов свидетельствуют о примитивности вида и правомерности размещения его в трибе *Sisymbrieae*. Кроме того, наличие у *A. officinalis* только неметилированных гликофлавоноидов, очевидно, указывает на более разнообразмое их значение в процессах амфимиксиса. Предполагают, что метилированные О-гликозиды флавоноидов могут быть источником метильных групп при метилировании биологически важных веществ, участвующих в осуществлении процессов амфимиксиса (Минаева, 1978).

ЛИТЕРАТУРА

Беляева Л. Е., Родионова Г. Б. Семейство *Brassicaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1983. 364 с.— *Беляева Л. Ю., Фурса М. С.* Формування чоловічих і жіночих структур квітки *Berteroa incana* DC. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 6, с. 574—577. — *Беляева Л. Е., Фурса Н. С.* Эмбриология *Alliaria officinalis* (*Brassicaceae*). I. Формирование мужских и женских структур цветка и изучение состава их флавоноидов. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 7, с. 959—968. — *Беляева Л. Е., Фурса Н. С., Смыченко А. А.* Эмбриология *Syrenia cana* (Pill et Mitt.) Neilr (*Brassicaceae*). I. Развитие зародыша и эндосперма. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1453—1461. — *Беляева Л. Ю., Фурса М. С., Смиченко А. А.* Ембріологічне дослідження *Lepidium perfoliatum* L. — Укр. бот. журн., 1977а, т. 34, № 3, с. 257—262. — *Беляева Л. Ю., Фурса М. С., Смиченко А. А.* Біологія цвітіння та плодоутворення *Isatis tinctoria* L. — Укр. бот. журн., 1977б, т. 34, № 4, с. 351—356. — *Беляева Л. Ю., Чайка К. А., Фурса М. С.* Запліднення і розвиток насінини у *Diplotaxis tenuifolia* DC. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 5, с. 484—488. — *Минаева В. Г.* Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук, Тбилиси, 1978. 60 с. — *Яковлев М. С.* Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. — В кн.: Проблемы ботаники. М.;

Л.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 3, с. 168—195. — *Яковлев М. С.* Основные задачи в области изучения эмбриологии. — В кн.: Проблемы эмбриологии, Киев: Наук. думка, 1971, с. 152—156. — *Яковлев М. С., Алимова Г. К.* Эмбриогенез у *Arabidopsis thaliana* Heynh. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 1, с. 12—24. — *Johansen D. A.* Plant embryology. Waltham, Mass. USA, 1950. 305 p. *Pollok E. G., Jensen W. A.* Cell development during early embryogenesis in *Capsella* and *Gossypium*. — Amer. J. Bot., 1964, v. 51, N 9, p. 915—921. — *Souèges R.* Embryogenie et classification. Essai d'un systême embryogenique. Partie generale. Paris: Hermann et Cie, 1939. 95 p. — *Schnarf K.* Embriologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1929, Bd 2. 417 S.

Запорожский
медицинский институт.

Получено 26 IX 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 356.16 : 582

М. Н. Ломоносова, В. М. Ханминчун

НОВЫЙ ВИД РОДА *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ ТУВИНСКОЙ АССР

M. N. LOMONOSOVA, V. M. KHANMINCHUN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *DELPHINIUM* (*RANUNCULACEAE*) FROM TUVA ASSR

Delphinium barlykense Lomonosova et V. Khan. sp. nov. — Radix robusta, ad 2 cm in diam. Caules numerosi, ad 60 cm alti, a basi fere ramosi, inferne flexuosi atro-brunnei, glabri, leves (raro pilis glandulosis basi vesicatim dilatatis solitariis praediti). Folia 6—8 cm in diam., petiolis ad 10 cm longis, tota haud dense glanduloso-pilosa, ad basin fere in lacinias tres palmatisecta, lacinia media lanceolato-rhombea, ad medium vel profundius in lobos 3 dissecta, laciniis lateralibus in lacinulas 2—3 profunde dissectis. Pedicelli ca 4 cm longi, fructificatione elongati, subglabri, sub flore tantum haud dense glanduloso-pilosi. Bracteolae lineares, 8—10 mm longae, glabrae. Flores cyanei, ad 4 cm in diam. Perianthii phylla obtusa, elongato-elliptica, extus pilis glandulosis brevibus paucis obsita, calcari ca 2 cm longo, recto, apice incurvato, extus sparse glanduloso-piloso. Nectaria et staminodia cyanea. Staminodii lamina 8 mm longa, 6 mm lata, suborbicularis, apice crenata vel haud profunde sinuata. Folliculi 3, dense patenter pilosi.

T y p u s: RSSA Tuva, distr. Mongun-Taigensis, in fluxu superiore fl. Barlyk, 2010 m s. m, ad vallem fl. Barlyk glareosam latam vere inundatam, 6 VIII 1977, V. Khanminchun, V. Nikolaeva (NS, isotypus LE).

A f f i n i t a s. Species *D. aemulanti* Nevski affinis, a quo tamen indumento caulium, foliorum bracteolarumque necnon structura staminodii differt.

Корень мощный, до 2 см в диам. Стебли многочисленные, до 60 см выс., почти от основания ветвистые, в нижней части извилистые и темно-коричневые, голые, гладкие (редко с единичными железистыми пузыревидно-расширенными у основания волосками). Черешки листьев до 10 см дл. Листья 6—8 см в диам., по всей поверхности негусто железисто-волосистые, почти до основания пальчаторассеченные на 3 доли, средняя из которых ланцетно-ромбическая, до середины или глубже рассеченная на 3 лопасти; боковые доли глубоко рассечены на 2—3 доли второго порядка. Цветоножки около 4 см дл., при плодах удлиняющиеся, почти голые, лишь под цветком негусто железисто-волосистые. Прицветники линейные, 8—10 мм дл., голые. Цветки синие, до 4 см в диам. Листочки околоцветника тупые, удлиненно-эллиптические, снаружи с немногочисленными короткими железистыми волосками. Шпорец около 2 см дл., прямой, с загнутым концом, снаружи рассеянно железисто-волосистый. Нектарники и стаминодии синие. Пластинка стаминодиев 8 мм дл. и 6 мм шир., почти округлая, на верхушке городчатая или неглубоко выемчатая. Листовок 3, густо оттопыренно волосистых.

Т и п: Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, верховье р. Барлык, высота 2010 м над ур. м., широкая галечниковая пойма р. Барлык, 6 VIII 1977, В. Ханминчун, В. Николаева (NS, изотип LE).

Р о д с т в о. Наиболее близок к *D. aemulans* Nevski, от которого отличается голыми стеблями, наличием железистого опушения на листьях, формой пластинки стаминодиев, голыми прицветничками.



Delphinium barlykense.

Описываемый вид относится к секции *Kolobopetala* Huth, в которой С. А. Невский (1937) на основании формы пластинки стаминодиев и характера опушения растений выделяет 4 ряда. *D. barlykense* занимает промежуточное положение между рядом *Aemulantia* Nevski и рядом *Cheilantha* Nevski. С первым его сближает наличие железистого опушения на цветоножках и околоцветнике, со вторым — форма пластинки стаминодиев.

ЛИТЕРАТУРА

Невский С. А. Род живокость или шпорник — *Delphinium* L. — В кн.: Флора СССР, т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 99—183.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 1 II 1984.

УДК 005.576.16 : 582.682 (57) Бот. журн., т. 70, № 1

В. В. Петровский

ТРИ НОВЫХ ВИДА РОДА *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) С СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

V. V. PETROVSKY. THREE NEW SPECIES OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) FROM THE NORTH-EAST OF ASIA

По материалам исследований последних лет даются описания трех новых видов маков из секции *Scapiflora* Reichenb.: *Papaver hypsipetes*, встречающийся преимущественно в горных районах Западной и Центральной Чукотки и имеющий число хромосом 2n=28; *P. detritophilum*, распространенный на всех гористых территориях Чукотки и тяготеющий к щебнистым и галечниковым субстратам, имеет число хромосом 2n=42; *P. schamurinii* — арктический вид с оранжево-розовыми цветками, найденный на о. Врангеля и на Медвежьих островах в Восточно-Сибирском море.

Флористические исследования последних лет, проводившиеся в различных районах Северо-Востока СССР, выявили ряд новых форм рода *Papaver*, эколого-морфологические характеристики которых дают основание рассматривать эти формы как таксоны видового ранга. Три новых вида, описания которых помещены ниже, имеют довольно обширные ареалы, вполне соизмеримые с ареалами уже известных видов рода *Papaver*, встречающихся в этой части Азии. Однако данные о распространении всех трех видов еще требуют уточнения. Хочется надеяться, что публикация диагностических признаков новых таксонов облегчит их распознавание и тем самым будет способствовать их всестороннему изучению.

Papaver hypsipetes Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — Planta perennis, caespites laxiusculos formans. Folia elongata, 5—7-lobata, 3—7 cm longa (petiolus 1.5—5.0 cm, lamina 1.5—3.0 cm), lobis integris, lanceolatis, obtusis vel acutiusculis, solito pilis flavescentibus appressus sparsis obtectis. Scapi graciles, erecti, floriferi 15—20 cm alti, fructiferi vix elongati (30—35 cm alti), pilis fuscis appressis sparsis vestiti. Alabastra elliptica vel oblongo-elliptica, sepala dense nigro-pilosa. Flores parvi, petala obovata, 15—18 mm longa, virescenti-pallido-flava. Stamina ca 20, tempore florendi ovarii altitudinem aequantia, post anthesin $^2/_3$—$^3/_4$ altitudinis capsulae attingentia. Antherae breves, ca 0.8 mm longae, colore corollae. Capsula oblongo-obovata vel obovata, plerumque basi conicoidea, matura 10—15 mm longa, 6—7 mm lata, atrofusco-hirsuta. Discus convexus, apiculatus. Numerus chromosomatum 2n=28.

Habitat in decliviis lapidoso-argillosis ad nives tabescentes in montibus Czukotkensibus.

T i p u s (e t i s o t y p i): Terra Tschuktschorum occidentalis, districtus Bilibinskij, montes Anjujensis, jugum Ilirnejensis, ad lacum Ilirnej Superior, in summitate montis, ad nives, 18 VII 1973, n° 73-26, fl. et fr. immat., V. Petrovsky (LE).

P a r a t y p i: Ibidem, 15 VII 1973, n° 73-19; 17 VII 1973, n° 73-00; 21 VII 1973, n° 73-100, V. Petrovsky; montes Czukotkensis, in systemate fl. Kuekvunj, in valle fl. Aljarmagtyn, alluvium, 15 VII 1965, n° 65-308, P. Zhukova, V. Petrovsky; montes Anadyrensis, vicinitas lacus Elgygytgyn, ad ripas glareosas, 29 VII 1968, n° 68-102, V. Petrovsky; montes Anjujensis, jugum Ilirnejensis, ad lacum Tytylj, in valle fl. Tytliutin, alluvium, 8 VIII 1980, n° 80-125, V. Petrovsky.

A f f i n i t a s. A *P. macounii* Greene s. l. caudice caespitoso, scapis altioribus pluribus, foliis longioribus, floribus minoribus, petalis angustioribus et pallidius coloratis, staminibus paucioribus, antheris brevioribus pallidius coloratis, capsulis latioribus discrepat; a *P. paucistamino* Tolm. et Petrovsky caudice rigidiore et magis ramoso scapiorum, et foliorum pubescentia sparsiore, capsulis oblongo-obovatis et brevioribus differt; a *P. anjuico* Tolm. scapis altioribus, foliis longioribus, floribus minoribus, petalis pallidius coloratis, staminibus paucioribus et capsulis longioribus distiquitur.

Растение многолетнее, образующее рыхловатые дерновины. Листья продолговатые, 5—7-лопастные, 3—7 см дл. (черешок 1.5—5.0 см, пластинка 1.5—3.0 см), с цельными, ланцетными, тупыми или слегка заостренными лопастями, обычно покрытыми рассеянными рыжеватыми прижатыми волосками. Цветоносы тонкие, прямые, при цветении 15—20 см выс., при плодоношении удлиняющиеся (30—35 см выс.), покрыты редкими бурыми прижатыми волосками. Бутоны эллиптические или продолговато-эллиптические, чашелистики густочерноволосистые. Цветки мелкие, лепестки обратнояйцевидные, 15—18 мм дл., зеленовато-бледно-желтые. Тычинок около 20, при цветении они по высоте равны завязи, после цветения достигают $^2/_3$—$^3/_4$ высоты коробочки. Пыльники короткие, около 0.8 мм дл., окрашены как венчик. Коробочка продолговато-обратнояйцевидная или обратнояйцевидная, обычно в основании коническая, в зрелом состоянии 10—15 мм дл., 6—7 мм шир., покрыта темно-бурыми щетинками. Диск выпуклый, с остроконечием на верхушке. Число хромосом 2n=28.

Обитает на каменисто-суглинистых склонах у мест залеживания снега в горах Чукотки.

Тип (и изотипы): Западная Чукотка, Билибинский р-н, Анюйское нагорье, Илирнейский кряж, окрестности озера Верхний Илирней, у вершины горы, близ снежника, 18 VII 1973, № 73-26, цв. и незр. пл., В. Петровский (LE).

Паратипы: Там же, 15 VII 1973, № 73-19; 17 VII 1973, № 73-00; 21 VII 1973, № 73-100, В. Петровский; Чукотское нагорье, бассейн р. Куэквунь, долина р. Алярмагтын, на аллювии, 15 VII 1965, № 65-308, П. Жукова, В. Петровский; Анадырское нагорье, окрестности озера Эльгыгытгын, на галечниковом берегу, 29 VII 1968, № 68-102, В. Петровский; Анюйское нагорье, Илирнейский кряж, окрестности оз. Тытыль, долина р. Тытлиутин, на галечнике, 8 VIII 1980, № 80-125, В. Петровский.

Родство. От *P. macounii* Greene s. l. отличается каудексом, образующим хорошо выраженную дерновину, более высокими и более многочисленными цветоносами, более длинными листьями, более мелкими цветками, более узкими и более светлоокрашенными лепестками, менее многочисленными тычинками, бледноокрашенными и более короткими пыльниками, более широкими коробочками; от *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky — более грубым и более ветвистым каудексом, более редким опушением цветоносов и листьев, более короткими продолговато-яйцевидными коробочками; от *P. anjuicum* Tolm. — более высокими цветоносами, более длинными листьями, более мелкими цветками, более светлой окраской лепестков, менее многочисленными тычинками и более длинными коробочками.

Вид встречается главным образом на Западной и Центральной Чукотке в верхнем поясе гор, в местах долгого залеживания снега, но нередко поселяется также на сырых аллювиях в верховьях ручьев и речек, долины которых имеют довольно высокие гипсометрические отметки (400—800 м над ур. м.). На Чукотском п-ове, где снежники нередко сохраняются все лето даже на уровне моря, *P. hypsipetes* изредка отмечается и на сравнительно низких высотных уровнях.

Изолированные популяции *P. hypsipetes* в отдельных высоких массивах заметно отличаются друг от друга. Амплитуда изменчивости внутри таких популяций довольно широка: у отдельных растений наблюдаются морфологические уклонения, сближающие их с *P. lapponicum*, *P. anjuicum* или с *P. minutiflorum* Tolm.

Papaver detritophilum Petrovsky sp. nov. (sect. Scapiflora Reichenb.). — Planta perennis, caespitosa. Folia 5-lobata (raro 7-lobata), 3—8 cm longa (petiolus 2—5, lamina 1—4 cm), lobis lanceolatis, acutis, integris vel parum dissectis, sparse flavescenti-pilosis. Scapi erecti, tenues, usque ad 20—30 cm alti, pilis molliusculis inferne albescentibus appressis, superne atrofuscis subpatentibus obtecti. Alabastra obovata vel elliptica, sepala nigro-pilosa. Flores parvi, petala pallide citrea, lata obovata, 15—20 mm longa, latiora quam longa. Stamina 25—30, tempore florendi ovarium distincte superantia, post anthesin $^3/_4$ altitudinis capsulae attingentia. Antherae breves, ca 0.9 mm longae, colore petalorum. Capsula obovata vel dolioliformis, ad basin angustata, matura 10—15 mm longa, 6—

10 mm lata, pilis atrofuscis patulis obtecta. Discus convexiusculus, apiculatus. Succus lacteus flavus. Numerus chromosomatum 2n=42.

Habitat in decliviis schistosis at terrassis glareosis in montibus Czukotkensibus.

T y p u s (e t i s o t y p i): Terra Tschuktschorum occidentalis, jugum Anjujensis, in systemate fl. Anjuj Magnus, in valle fl. Bystrjanka, in glareosis, 25 VII 1980, n° 80-59, fl. et fr. immat., V. Petrovsky (LE).

P a r a t y p i: Regio Czukotskij, distr. Anadyrskij, jugum Pekuljnej, fl. Byczja, in glareosis, 26 VII 1977, n° 77-193, P. Zhukova; Czukotka Orientalis, cursus medius fl. Amguema, 174 km viae Egvekinot—Iultin, in declivibus boreali-occidentalibus schistosis collis, 15 VIII 1979, n° 79-80, 79-81, T. Plieva, B. Yurtzev; regio Czukotskij, distr. Anadyrskij, cursus inferior fl. Enmynvaam, ad ostium fl. Schustraja, in glareosis, 1 VII 1980, n° 80-400, A. Korobkov, N. Sekretareva; regio Czukotskij, distr. Anadyrskij, in cursu superiore fl. Tanjurer, ad ostium fl. Golubaja, in glareosis siccis, 22 VII 1981, n° 81-50, A. Korobkov.

A f f i n i t a s. A *P. lapponico* (Tolm.) Nordh. caudice caespitoso, foliis radicalibus pluribus, floribus pallidius coloratis, capsulis brevioribus pilis densioribus obtectis discrepat; a *P. paucistamino* Tolm. et Petrovsky caudice rigidiore, scapis et foliis radicalibus pluribus, floribus pallidioribus, capsulis brevioribus et latioribus, disco plantiusculo differt; a *P. hypsipete* Petrovsky laminis et petiolis foliorum densius pilosis, lobis foliorum latioribus, floribus pallidioribus, petalis latioribus, capsulis brevioribus et latioribus ad basin minus angustatis distinguitur.

Растение многолетнее, дернистое. Листья 5-лопастные (редко 7-лопастные), 3—8 см дл. (черешок 2—5, пластинка 1—4 см); лопасти листьев ланцетные, заостренные, цельные или слегка рассеченные, рассеянно опушенные желтоватыми волосками. Цветоносы прямостоячие, тонкие, до 20—30 см выс., покрытые внизу белесоватыми прижатыми, а вверху темно-бурыми полуотстоящими мягковатыми волосками. Бутоны обратнояйцевидные или эллиптические, чашелистики черноволосистые. Цветки мелкие, лепестки светло-лимонно-желтые, широко-обратнояйцевидные, 15—20 мм дл., с шириной, превышающей длину. Тычинки в числе 25—30, при цветении заметно превышающие завязь, после цветения достигающие $^3/_4$ высоты коробочки. Пыльники короткие, около 0.9 мм дл., с окраской, аналогичной окраске лепестков. Коробочка обратнояйцевидная или боченковидная, к основанию суженная, в зрелом состоянии 10—15 мм дл., 6—10 мм шир., покрыта темно-бурыми полуотстоящими щетинками. Диск слегка выпуклый, с небольшим носиком. Млечный сок желтый. Число хромосом 2n=42.

Обитает на щебнистых склонах и галечных террасах в горах Чукотки.

Т и п (и и з о т и п ы): Западная Чукотка, Анюйский хребет, бассейн р. Большой Анюй, в долине р. Быстрянки, на галечнике, 25 VII 1980, № 80-59, цв. и незр. пл., В. Петровский (LE).

П а р а т и п ы: Чукотский автономный округ, Анадырский р-н, хр. Пекульней, р. Бычья, галечники, 26 VII 1977, № 77-193, П. Жукова; Восточная Чукотка, среднее течение р. Амгуэмы, 174 км трассы Эгвекинот—Иультин, северо-западный склон, делювий сланцев, 15 VIII 1979, № 79-80, 79-81, Т. Плиева, Б. Юрцев; Чукотский автономный округ, Анадырский р-н, нижнее течение р. Энмынваам, устье р. Шустрой, галечник, 1 VII 1980, № 80-400, А. Коробков, Н. Секретарева; Чукотский автономный округ, Анадырский р-н, верховья р. Танюрер, устье р. Голубой, сухие галечники, 22 VII 1981, № 81-50, А. Коробков.

Р о д с т в о. От *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. отличается дернистым каудексом, более многочисленными прикорневыми листьями, более бледноокрашенными цветками, более короткими гуще опушенными коробочками; от *P. paucistaminum* — более грубым (жестким) каудексом, более многочисленными цветоносами и прикорневыми листьями, более светлыми цветками, более короткими и более широкими коробочками, плосковатым диском; от *P. hypsipetes* — более густо щетинистоопушенными пластинками и черешками листьев, более широкими лопастями листьев, более светлыми цветками, более широкими

лепестками, более короткими и более широкими коробочками, менее суженными к основанию.

Вид распространен на Чукотке широко: он встречается в южной части Анюйского нагорья, на холмах и галечниках в Чаунской низменности, на Анадырском плоскогорье, в Чукотском нагорье и на хребтах и возвышенностях, пересекающих Анадырскую депрессию; заходит также в западную часть Чукотского п-ова. Селится обычно на щебнистых южных склонах и очень часто отмечается на галечных террасах пойм. Заметно отличается от большинства других чукотских маков более светлой окраской лепестков. Отдельные популяции вида довольно полиморфны и нередко наблюдаются формы, совмещающие в себе признаки *P. detritophilum* и *P. lapponicum* или *P. detritophilum* и *P. paucistaminum*.

Papaver schamurinii Petrovsky sp nov.[1] **(sect. Scapiflora Reichenb). —** Planta perennis, caespitosa. Folia 5—7-lobata, 3—5 cm longa (petiolus 2—2.5 cm, lamina 1—2.5 cm), lobis lanceolatis, acutis, supremis integris, infimis interdum dissectis, pilis rigidiusculis flavescentibus pallidis sparse obtectis. Scapi tenues, erecti vel parum flexuosi, 7—15 cm alti, pilis atrofuscis (nigrescentibus) inferne appressis superne subpatentibus vestiti. Alabastra elliptica, sepala dense nigropilosa. Flores parvi, petala lata obovata, 12—18 mm longa, latitudine longitudinem alquante, aurantiaco-rosea, basi lutea (vel petala omnino lutea). Stamina 25—35, tempore florendi ovarum superantia, post anthesin capsula parum breviora. Antherae breves, 0.8—0.9 mm longae, dilute flava. Capsula obovata vel oblongo-obovata, matura 8—12 mm longa, 4—6 mm lata, virescenti-fusca, pilis atrofuscis subpatentibus obtecta. Discus convexiusculus. Succus lacteus flavus. Numerus chromosomatum 2n=42.

Habitat in tundris schistoso-glareosis insulae Wrangelii et in insulis Medvezhji (mare Vostoczno-Sibirskoje).

Typus (et isotypi): Insula Wrangelii, sinus Somniteljnaja, ad litus lacunae Bazovaja, 12 VII 1971, n° 71-200, fl. et fr. immat., V. Petrovsky (LE).

Paratypi: Ibidem, 14 VII 1971, n° 71-203, 71-204; 4 VIII 1971, n° 71-418; 7 VIII 1979, n° 79-02, V. Petrovsky; 6 VII 1966, V. Schamurin, L. Schepelenko; in fluxu inferiore fl. Mamontovaja, 26 VII 1964, V. Petrovsky.

Affinitas. A *P. lapponico* (Tolm.) Nordh. scapis foliis, floribus et capsulis minoribus, petalis aurantiaco-roseis, pubescentia scaporum appressa differt; a *P. anjuico* Tolm. floribus minoribus, petalis aurantiaco-roseis, capsulis magis elongatis discrepat; a *P. atrovirenti* Petrovsky petalis latioribus aurantiaco-roseis, foliorum lobis lateralibus validius distantiibus distinquitur.

Растение многолетнее, дернистое. Листья 5—7-лопастные, 3—5 см дл. (черешок 2—2.5 см, пластинка 1—2.5 см); лопасти листьев ланцетные, заостренные, самые верхние цельные, самые нижние иногда рассеченные, рассеянноопушенные жестковатыми светлыми волосками. Цветоносы тонкие, прямостоячие или слегка извилистые, 7—15 см выс., покрытые темно-бурыми (черноватыми) внизу прижатыми, а под цветком полуотстоящими волосками. Бутоны эллиптические, чашелистики густо-черноволосистые. Цветки мелкие, лепестки широко-обратнояйцевидные, 12—18 мм дл., с шириной, равновеликой длине, оранжево-розовые с желтым пятном в основании (реже лепестки желтые полностью). Тычинки в числе 25—35, во время цветения превышающие завязь, после цветения короче коробочки. Пыльники короткие, 0.8—0.9 мм дл., светложелтые. Коробочка обратнояйцевидная или продолговато-обратнояйцевидная, в зрелом состоянии 8—12 мм дл., 4—6 мм шир., зеленовато-бурая, покрыта темно-бурыми полуотстоящими щетинками. Диск слегка выпуклый. Млечный сок желтый. Число хромосом 2n=42.

Обитает в щебнисто-суглинистых тундрах на о. Врангеля и на Медвежьих островах (Восточно-Сибирское море).

Тип (и изотипы): О. Врангеля, бухта Сомнительная, берег лагуны Базовой, 12 VII 1971, № 71-200, цв. и незр. пл., В. Петровский (LE).

---

[1] Вид назван в честь ботаника В. Ф. Шамурина, работавшего на о. Врангеля в 1966—1970 гг.

П а р а т и п ы: Там же, 14 VII 1971; № 71-203, 71-204; 4 VIII 1971, № 71-418; 7 VIII 1979, № 79-02, В. Петровский; 6 VII 1966, В. Шамурин, Л. Шепеленко; нижнее течение р. Мамонтовой, 26 VII 1964, В. Петровский.

Р о д с т в о. От *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh. отличается меньшими размерами цветоносов, листьев, цветков и коробочек, оранжево-розовыми лепестками, прижатым опушением цветоносов; от *P. anjuicum* Tolm. — более мелкими цветками, оранжево-розовыми лепестками, более удлиненной коробочкой; от *P. atrovirens* Petrovsky — более широкими, оранжево-розовыми лепестками, сильнее отстоящими боковыми лопастями листьев.

Вид найден на о. Врангеля и на Медвежьих островах Восточно-Сибирского моря, в щебнисто-суглинистых травяных тундрах, преимущественно на карбонатных породах. Желтоцветковая разновидность отмечается значительно реже, на кислых субстратах она доминирует. От всех других видов мака, встречающихся в пределах ареала *P. schamurinii*, последний вид отличается прежде всего оранжево-розовой окраской лепестков и относительно малыми размерами цветков и коробочек.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 16 II 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.542.1 (470.51)

А. Н. Пузырев

О НОВЫХ И РЕДКИХ АДВЕНТИВНЫХ ВИДАХ СЕМЕЙСТВА *POACEAE* В УДМУРТИИ

A. N. PUZIRJEV. ABOUT NEW AND RARE ADVENTIVE SPECIES OF THE *POACEAE* FAMILY IN UDMURTIA

Сообщается о 14 адвентивных видах сем. *Poaceae*, найденных в Удмуртии впервые. Указываются новые местонахождения 5 редких злаков.

Адвентивные растения уже давно привлекают внимание удмуртских ботаников. Число их во флоре Удмуртии ежегодно растет. В этой статье сообщается о ряде новых и редких для республики адвентивных видах злаков, найденных в последние годы при изучении территорий, прилегающих к железным дорогам. Ниже дается перечень этих видов с указанием местонахождений. Названия растений приведены по Н. Н. Цвелеву (1976).

Новые виды

Agropyron fragile (Roth) Candargy var. *sibiricum* (Willd.) Tzvel. — Собран на ж.-д. насыпях у станций Меньил и Камбарка. Встречается в небольшом количестве.

Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl. — Цветущие растения типовой разновидности вида (var. *elatius*) обнаружены на газоне у стадиона «Зенит» (г. Ижевск). Другая его разновидность (var. *biaristatum* (Peterm.) Peterm.) в большом числе особей произрастает на ж.-д. насыпи у ст. Лоза.

Elymus sibiricus L. — Найден в фазе цветения и плодоношения на ж.-д. путях станций Ижевск и Ижевск-2. Ближайшее к Удмуртии местонахождение — в Татарии (г. Казань) (Ильминских и др., 1981). Широко распространен в Сибири.

Elytrigia intermedia (Host) Nevski subsp. *intermedia*. — Встречается по ж.-д. насыпям возле станций Камбарка, Сарапул и Мултан, на станциях Ягул и Успьян. Произрастает в соседней Татарии («Определитель растений Татарской АССР», 1979).

Eremopyrum orientale (L.) Jaub. et Spach. — Собран с плодами на ж.-д. путях ст. Яр. Указания на нахождение этого вида в Волжско-Камском флористическом районе мы не нашли. Редкое заносное растение. П. Ф. Маевский (1964) отмечает его для Московской обл. В европейской части СССР распространен в степной зоне.

Hordeum murinum L. subsp. *glaucum* (Steud.) Tzvel. — В небольшом количестве найден на ж.-д. путях ст. Ижевск и в парке ст. Ижевск. Указания на его нахождение в соседних областях и республиках мы не нашли. Распространен в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии (Цвелев, 1976). Отмечается как заносное в Калининской обл. (Гусев, 1973) и Латвии (Шулц, 1977).

Leymus karelinii (Turcz.) Tzvel. — Распространен в Западной Сибири и на Южном Урале (Цвелев, 1976). В Удмуртии встречается по ж.-д. насыпям возле станций Бугрыш, Сундуково, Можга, Сюгаил, Пибаньшур.

L. paboanus (Claus) Pilg. — Обнаружен на ж.-д. насыпях у станций Гожня, Кизнер, Кез, Пибаньшур и Глазов. Во всех перечисленных пунктах образует густые заросли.

L. racemosus (Lam.) Tzvel. subsp. *racemosus*. — Небольшие популяции данного вида произрастают на ж.-д. насыпях около ст. Кузьма. В качестве заносного известен также из Татарии и Чувашии (Ильминских и др., 1981).

Lolium persicum Boiss. et Hohen. — Во «Флоре европейской части СССР» (1974) отсутствует. Одиночные экземпляры его собраны в июне 1983 г. на ж.-д. насыпях возле станций Яр, Бачумово и на ж.-д. путях ст. Яр. Занесен в Ленинградскую обл. (Цвелев, 1977) и во Владивосток (Пробатова, 1976). В СССР распространен на Кавказе и в Средней Азии (Цвелев, 1976).

L. rigidum Gaud. — Немногочисленные особи этого вида, относящиеся к типовой разновидности (var. *rigidum*), найдены на ж.-д. насыпях ст. Люкшудья и возле ст. Зилай. На ст. Заводская и полотне ж.-д. перегона Азино-Кияик собраны растения, принадлежащие к var. *tenue* (Godr.) Durand et Schinz. Произрастает в СССР в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии (Цвелев, 1976). Как заносное найден в Ленинградской обл. (Цвелев, 1977) и на Дальнем Востоке (Пробатова, 1976).

Poa bulbosa L. subsp. *vivipara* (Koel.) Arcang. — Встречен на ж.-д. путях ст. Ижевск и на ж.-д. насыпях возле станций Можга, Кизнер и Яр. Распространен в степной и полупустынной зонах СССР.

Psathyrostachys juncea (Fisch.) Nevski subsp. *juncea*. — В небольшом числе особей произрастает на ж.-д. насыпи возле разъезда Лудзя. В европейской части СССР приурочен к степной зоне.

Stipa capillata L. — Собран на ж.-д. насыпи возле ст. Армязь в фазе плодоношения. Произрастает в степях, на каменистых склонах и скалах (Цвелев, 1976).

Редкие виды

Elymus trachycaulus (Link) Gould et Shinners subsp. *novae-angliae* (Scribn.) Tzvel. — Найден Ю. Д. Гусевым (Гусев, 1977) на ж.-д. насыпи у ст. Ижевск. Собран на газонах в г. Сарапуле и в Ижевске (Туганаев и др., 1978). Мы наблюдали его на станциях Можга, Ягул, Воткинск, Успьян, на ж.-д. насыпях возле ст. Глазов.

Eragrostis minor Host. — Впервые был собран на ж.-д. насыпях станций Уром и Заводская (Туганаев и др., 1978). Новые местонахождения этого вида — на станциях Ува-2, Торфянница, на ж.-д. насыпях около станций Ува, Люкшудья и Синтек, а также на сорном месте в г. Ижевске.

Festuca beckeri (Hack) Trautv. subsp. *polesica* (Zapał.) Tzvel. — Указывается для 41-го км железной дороги Ижевск—Воткинск (Ефимова, Сентемов, 1975). В большом количестве особей найден на 3—5 км железной дороги Агрыз—Ижевск на склонах высоких песчаных насыпей.

Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. — Найден в 1976 г. на ж.-д. насыпи возле ст. Кизнер (Бузанов и др., 1977). Новые его местонахождения — на ж.-д. насыпях около станций Кез, Шур, Глазов, Сарапул, Шевырялово, 17-й км железной дороги Агрыз—Ижевск, на ст. Балезино и на ж.-д. перегоне Кама—Шолья.

Panicum capillare L. subsp. *capillare*. — В 1977 г. обнаружен Ю. Д. Гусевым (Гусев, 1977) на ж.-д. путях ст. Ижевск. В том же году он был собран на ж.-д. путях ст. Ижевск-2 (Бузанов и др., 1977). Вновь мы нашли его в 1983 г. на ст. Ижевск-2. На местонахождении, указанном Гусевым, мы его не обнаружили. Новое местонахождение — на ж.-д. путях разъезда Лудзя.

Все гербарные образцы найденных нами видов сем. *Poaceae* хранятся в гербарии кафедры ботаники и физиологии растений Удмуртского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В. Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. — В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1977, с. 59—93. — *Гусев Ю. Д.* Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей европейской России. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 6, с. 904—909. — *Гусев Ю. Д.* Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 5, с. 691—694. — *Ефимова Т. П., Сентемов В. В.* Новые находки во флоре Удмуртии. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 4, с. 528—529. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края. — Бот.

журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1221—1224. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР, 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1979. 372 с. — *Пробатова Н. С.* Новые и редкие злаки из Восточной Сибири и Дальнего Востока. — Нов. сист. высш. раст., 1976, т. 13, с. 32—42. — *Туганаев В. В., Ефимова Т. П., Тычинин В. А.* Растения-иммигранты Удмуртии. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1510—1513. — *Флора* европейской части СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974. 404 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 244—255. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора г. Риги. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1513—1523.

Удмуртский государственный университет, Ижевск.

Поступило 28 XI 1983.

УДК 576.16 : 582.34 (235.31)

Бот. журн., т. 70, № 1

И. В. Чернядьева

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ МХОВ ДЛЯ ПЛАТО ПУТОРАНА

CHERNYADYEVA I. V. NEW AND RARE SPECIES OF MOSSES FOR PUTORANA PLATEAU

Приводятся данные о 32 редких и интересных видах мхов, собранных на плато Путорана. Указываются новые местонахождения и условия произрастания видов. Для 8 видов даны оригинальные рисунки.

В июле—августе 1982 г. в составе Первой полярной комплексной экспедиции автор проводила сборы мхов на плато Путорана. Были обследованы окрестности оз. Капчук и пос. Талнах. В результате обработки материала обнаружены редкие и интересные виды мхов.

Ниже приводится список 32 видов мхов с указанием места, условий и характера произрастания, распределения видов по высотным поясам растительности (Л — лесной пояс, П — подгольцовый пояс, Г — гольцовый пояс), наличия спороношения, а также нахождения вида на близлежащих территориях по литературным данным. Для наиболее интересных видов даны оригинальные рисунки.

Приношу глубокую благодарность О. М. Афониной за большую помощь в определении материала.

1. *Tetraphis pellucida* Hedw. Капчук: Л, мохово-кустарничковый лиственничник с ольхой, влажное место, на гнилом пне дернинка 3 см диам., со спорогонами.

2. *Lyellia aspera* (Heg. et C. Jens.) Frye. Капчук: Л, берег ручья в травяном лиственничнике, влажное место, на почве рыхлая дернинка 10 см диам. Встречается на севере Сибири (Якутия, Чукотка, Магаданская обл.), в Северной Америке и Гренландии. Обнаруженное нами местонахождение — самое западное.

3. *Trematodon ambiguus* (Hedw.) Hornsch. (рис. 1, *1—4*). Капчук: П, влажное глинистое пятно среди мохово-осокового болотца, дернинка 5 см диам. в смеси с *Ceratodon purpureus*, со спорогонами. Приводится впервые для Сибири. До сих пор был известен для Европы, Северной Америки, Японии и Дальнего Востока (Камчатка, Южное Приморье).

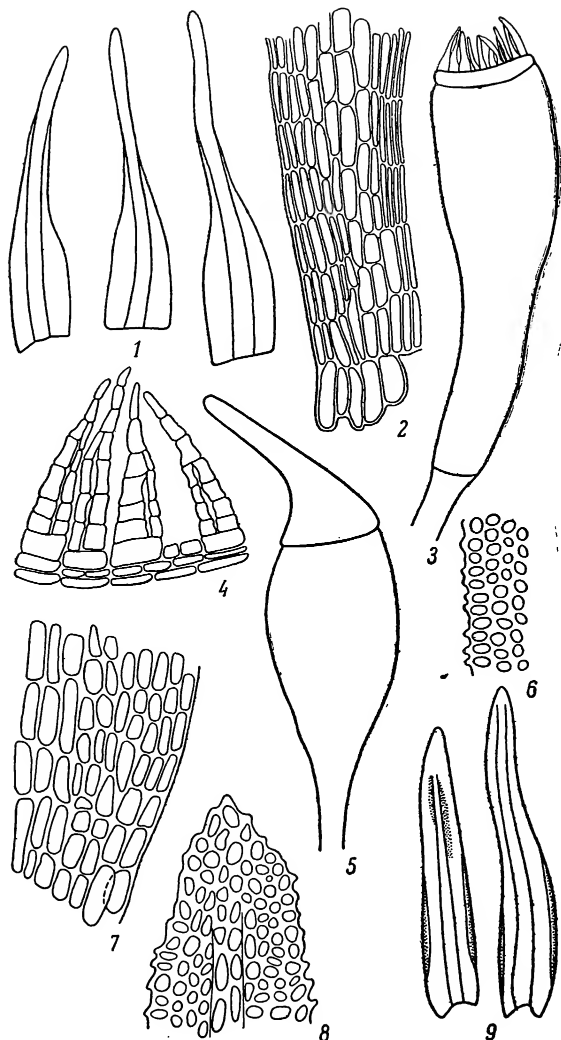
4. *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp. Талнах: Л, влажный глинистый бугорок по берегу ручья, нарушенное местообитание, в примеси, со спорогонами.

5. *Rhabdoweisia fugax* (Hedw.) B. S. G. (рис. 2, *6—9*). Капчук: Л, каменистая россыпь, на камнях и среди камней на почве, рыхлые чистые дернинки 3—7 см диам., со спорогонами.

6. *Cynodontium alpestre* (Wahlenb.) Lindb. (рис. 1, *5—9*). Капчук: Г, сухая каменистая осыпь, в расщелине камней, дернинка 5 см диам., со спорогонами. Указывается для пос. Тарея (Благодатских, 1978).

Рис. 1. *Trematodon ambiguus* (*1—4*) и *Cynodontium alpestre* (*5—9*).

1 — листья, ×35; *2* — клетки основания листа, ×175; *3* — открытая коробочка, ×35; *4* — перистом, ×175; *5* — коробочка с крышечкой, ×35; *6* — клетки края в средней части листа, ×250; *7* — клетки основания листа, ×250; *8* — верхушка листа, ×250; *9* — листья, ×35.



---

7. *Kiaeria glacialis* (Berggr.) J. Hag. Капчук: П, лишайниково-голубичная тундра, на влажной кочке. Г — сухая мохово-лишайниково-осоково-дриадовая тундра, на почве; сухая лишайниково-мохово-ивковая тундра, на почве. Талнах: Л, влажный ерник, на почве. Образует плотные дернинки 3—5 см диам. Приводится для мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979а).

8. *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske. Капчук: П — сухой ольховник, на гнилой древесине; сухая каменистая осыпь, на камнях. Талнах: Л — травяной ельник с лиственницей, на гнилом пне; моховое пушицево-осоковое болото, на кочках и гнилой древесине. Образует рыхлые смешанные дернинки или в примеси.

9. *Dicranum fragilifolium* Lindb. Капчук: Л — влажный мохово-кустарничковый лиственничник, на гнилом пне; зеленомошный лиственничник с ольхой, увлажнение среднее, на гнилом пне, со спорогонами. Талнах: Л, ольховниковый ельник с лиственницей, увлажнение среднее, на гнилом пне. Образует плотные дернинки 5—10 см диам.

10. *Fissidens osmundoides* Hedw. Капчук: Л, берег озера, на влажной почве и гнилой древесине. Г — мохово-пушицево-осоковое болото, на кочке; влажная дриадовая тундра, на почве. Талнах: Г, мохово-осоковое болотце, на кочках. Обычно в примеси. Указывается для урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

11. *Grimmia affinis* Hornsch. Капчук: Л — сухой голубичный ольховник, на камне; каменистая осыпь, на камне. П, каменисто-щебнистая осыпь, на камне. Образует плотные дернинки 3—5 см диам., со спорогонами.

12. *G. elatior* Bals. et De Not. (рис. 2, *1—5*). Капчук: Г, сухая дриадовая тундра, на камне дернинка 4 см диам.

13. *G. montana* B. S. G. Капчук: Л, берег озера, на влажных скалах дернинка 4 см диам.

14. *Tayloria lingulata* (Dicks.) Lindb. Капчук: Г, мохово-пушицево-осоковое болото, на кочке дернинка 3 см диам.

15. *Mnium spinosum* (Voit.) Schwaegr. Капчук: Г, сухая кассиопейно-дриадовая тундра, в примеси. Талнах: Г, берег ручья среди каменистой осыпи, на влажной почве в смеси с *Hylocomium splendens*. Приводится для пос. Тарея (Благодатских, 1978).

16. *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T. Кор. Капчук: Л, влажный моховоосоковый ивняк, на почве в смеси с *Drepanocladus revolvens*.

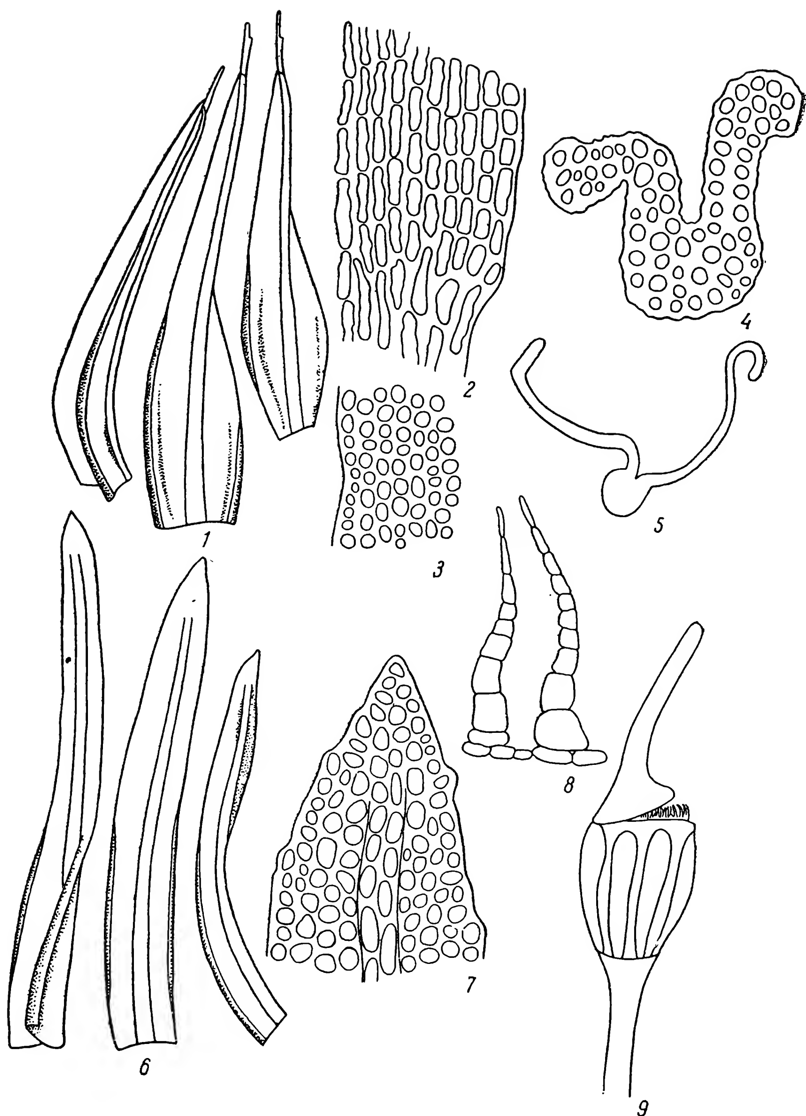


Рис. 2. *Grimmia elatior* (*1—5*) и *Rhabdoweisia fugax* (*6—9*).

1 — листья, × 35; *2* — клетки основания листа, ×250; *3* — клетки края в средней части листа, ×250; *4* — срез листа в верхней части, ×250; *5* — срез листа в нижней части, ×85; *6* — листья, ×35; *7* — верхушка листа, ×250; *8* — зубцы перистома, ×360; *9* — коробочка с крышечкой, ×35.

17. *Cyrtomnium hymenophyllum* (B. S. G.) Holmen. Капчук: Л, пойменный ивняк, на влажной почве. Г, мохово-пушицево-осоковое болото, на кочках. Талнах: Л, грядово-мочажинное пушицевое болото, на грядах. Г, мохово-дриадово-осоковое болотце, на кочках. В примеси отдельными стебельками. Приводится для пос. Тарея (Благодатских, 1978) и урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

18. *Plagiopus oederi* (Brid.) Limpr. Капчук: Л, сухой разнотравный лиственничник с ольхой, на почве дернинки 3—5 см диам., со спорогонами. Приводится для района раскопок таймырского мамонта (Савич-Любицкая, Абрамова, 1954).

19. *Pseudoleskeella papillosa* (Lindb.) Kindb. (рис. 3, *4—8*). Капчук: Г, сухая осоковая тундра, на камне в примеси к *Andreaea rupestris*. Талнах: Л, ольховник, на сухом камне дернинка 3 см диам. По нашим наблюдениям, восточная раса этого вида отличается от западной (Абрамова, Волкова, 1972) большей вогнутостью листьев, заметной складчатостью в основании листа и хорошо выраженной отогнутостью краев веточных и стеблевых листьев. Самое северное нахождение вида в азиатской части СССР.

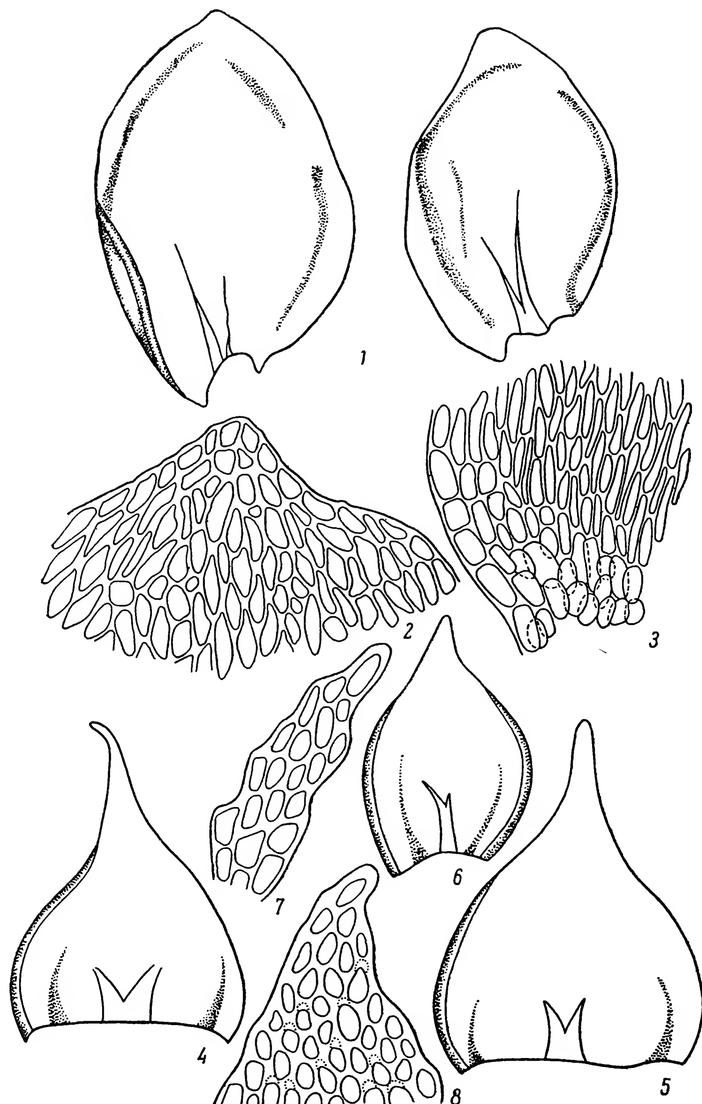


Рис. 3. *Hygrohypnum cochlearifolium* (*1—3*) и *Pseudoleskeella papillosa* (*4—8*).

1 — листья, ×85; *2* — верхушка листа, ×360; *3* — клетки основания листа, ×360; *4*, *5* — стеблевые листья, ×85; *6* — веточный лист, ×85; *7* — парафиллия, ×360; *8* — верхушка веточного листа, ×360.

20. *Lescuraea radicosa* (Mitt.) Möenk. Капчук: Г, сухая каменистая россыпь, на камнях и между камней рыхлые дернинки 20—30 см диам. Талнах: П, у водопада на мокрых скалах, сплошной рыхлый покров. Г, лужа среди каменистой россыпи, на камне в воде.

21. *Campylium chrysophyllum* (Brid.) J. Lange. Капчук: Л, влажный елово-березово-лиственничный лес, на почве в примеси. Г, сухая богаторазнотравная склоновая тундра с ивой, на почве в примеси. Указывается для пос. Тарея (Благодатских, 1978).

22. *Campylium sommerfeltii* (Myr.) J. Lange. Капчук: Л, берег озера, на влажной почве и гнилой древесине в примеси.

23. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. Капчук: Г, берег ручья среди каменистой россыпи, на мокрой почве в примеси. Указывается для урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

24. *Hygrohypnum alpestre* (Hedw.) Loeske. (рис. 4, *1*, *2*). Капчук: Л — голубичниковый березняк, в ямке на влажной глине; ручей среди лиственничника, по берегу у воды и в воде, со спорогонами. Г — берега ручьев среди каменистой

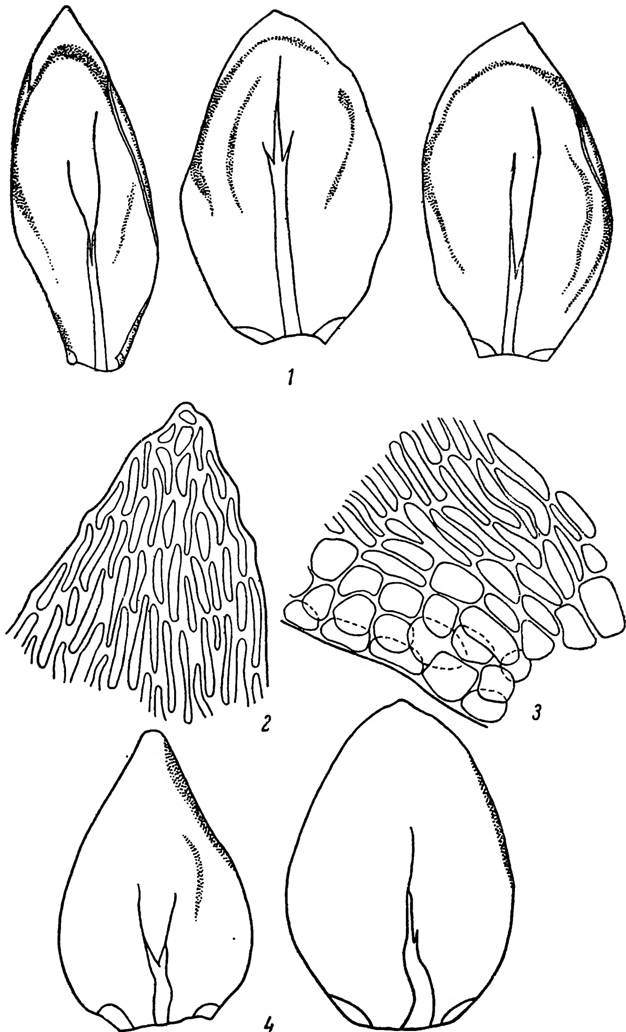


Рис. 4. *Hygrohypnum alpestre* (*1*, *2*) и *H. dilatatum* (*3*, *4*).

1 — листья, ×35; *2* — верхушка листа, ×360; *3* — клетки основания листа, ×360; *4* — листья, ×35.

россыпи, в воде; влажная щавелевая группировка, на почве. Талнах: П, у водопада в воде и на мокрых скалах. Г, заболоченная осоковая тундра, в воде. Образует рыхлые дернинки 5—15 см диам.

25. *Hygrohypnum cochlearifolium* (Vent.) Broth. (рис. 3, *1—3*). Капчук: Г, каменистая россыпь у снежника, влажное место, в расщелине камней, в примеси, со спорогонами; берег приснежного ручья, среди дернин осоки и мхов, в примеси, со спорогонами.

26. *H. dilatatum* (Wils.) Loeske. (рис. 4, *3*, *4*). Капчук: Л, пойменный моховой ивняк, лужа, в воде на камнях дернинка 5 см диам.

27. *Calliergon trifarium* (Web. et Mohr.) Kindb. Капчук: Г, мохово-осоковое болото, на кочке в примеси. Приводится для пос. Тарея (Благодатских, 1978), для бухты Марии Прончищевой (Благодатских и др., 1979б), для урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

28. *Amblystegiella sprucei* (Bruch) Loeske. Капчук: Г, сухая каменистая россыпь, на камне дернинка 3 см диам. Указывается для урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

29. *Hypnum callichroum* (Brid.) B. S. G. Талнах: Л, разреженный кустарничковый лиственничник, на гнилой древесине в примеси. Г, сухая дриадовая тундра, на почве в примеси.

30. *H. pratense* Koch. Капчук: Л, влажный пойменный моховой ивняк, на почве, гнилой древесине и у основания деревьев, в примеси.

31. *H. subimponens* Lesq. Капчук: П, сухой ивняк, на почве среди камней и щебня, в примеси. Приводится для пос. Тарея (Благодатских, 1978), мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979а), урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

32. *H. plicatulum* (Lindb.) Jaeg. et Sauerb. Капчук: П, сухой ольховник, на почве, в примеси. Приводится для урочища Ары-Мас (Афонина, 1978).

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Волкова Л. А. Виды *Heterocladium* B. S. G. во флоре мхов СССР. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 902—915. — *Афонина О. М.* Флора листостебельных мхов. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978, с. 87—97. — *Благодатских Л. С.* Флористические и экологоценотические особенности бриофлоры Таймырского стационара. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1274—1284. — *Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В.* Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979а, с. 54—60. — *Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В.* К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (Северо-Восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979б, с. 133—139. — *Савич-Любицкая Л. И., Абрамова А. Л.* К флоре мхов Таймырского полуострова. — Тр. Бот. ин-та СССР, 1954, сер. 2, вып. 9, с. 635—648.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 25 IV 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *ASTERACEAE, POACEAE, ROSACEAE* ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ, КАМЧАТКИ И САХАЛИНА

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE SPECIES OF THE FAMILIES *ASTERACEAE, POACEAE, ROSACEAE* FROM THE PRIMORYE REGION, KAMCHATKA AND SAKHALIN

Asteraceae

Artemisia limosa Koidz., **2n=18**. Сахалин, Макаровский р-н, окр. ж.-д. ст. Пугачево, грязевой вулкан Магунтан, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6186, VLA.

A. mandshurica (Kom.) Kom., **2n=36**. Приморский край, Надеждинский р-н, окраина с. Тереховка, у железной дороги на ст. Хасан, Пробатова, Рудыка, 1981 г., № 6015, VLA.

Aster maackii Regel, **2n=18**. Приморский край, Хасанский р-н, 4 км от с. Андреевка, близ оз. Утиного, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5708, VLA.

Cichorium intybus L., **2n=18**. Приморский край, Надеждинский р-н, у дороги Кипарисово-Таежный, Пробатова, 1980 г., № 5760, VLA.

Crepis tectorum L., **2n=8**. Приморский край, окраина г. Уссурийска, 5-й км, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5705, VLA.

Dendranthema erubescens (Stapf) Tzvel., **2n=18**. Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Троица, скалы морского берега в бухте Идол у Морской экспериментальной станции ДВНЦ, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5542, VLA.

Ixeridium dentatum (Thunb.) Tzvel., **2n=20**. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Хвостово, берег речки, Соколовская, 1957 г., № 259, LECB.

Lactuca triangulata Maxim., **2n=18**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, на плоском водоразделе 250 м выс., Максимова, 1979 г., № 5615, VLA.

Paraixeris denticulata (Houtt.) Nakai, **2n=10**. Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Троица, окр. Морской экспериментальной станции ДВНЦ, на скалах в бухте Гротовой, Пробатова, Рудыка, 1979 г., № 5648, VLA.

Picris japonica Thunb., **2n=10**. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровка, Пробатова, 1980, г., № 5877, VLA.

P. kamtschatica Ledeb., **2n=10**. Камчатка, Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, Чажминское лесничество, близ устья р. Большой Чажмы, Якубов, 1981 г., № 6030, VLA.

Prenanthes tatarinowii Maxim., **2n=16**. Приморский край, мыс Песчаный напротив Владивостока, Пробатова, 1976 г., № 4606, VLA.

Ptarmica japonica (Heimerl) Worosch., **2n=36**. Сахалин, Корсаковский р-н, 5 км к юго-востоку от пос. Озерск, берег оз. Большое Вавайское, Пробатова, 1980 г., № 5848, VLA.

P. mongolica (Fisch. ex Spreng.) DC., **2n=36**. Приморский край: Красноармейский р-н, окр. пос. Вострецово, Шкитова, 1980 г., № 5739, VLA; зал. Петра Великого, о. Попова, берег пролива Старка, Пробатова, 1980 г., № 5765, VLA.

Scorzonera albicaulis Bunge, **2n=14**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, долина р. Раздольной, Пробатова, Рудыка, 1981 г., № 6154, VLA.

Senecio viscosus L., **2n=40**. Приморский край, у ж.-д. ст. Дунай, Пробатова, 1977 г., № 4862, VLA.

Solidago decurrens Lour., **2n=18**. Сахалин, Корсаковский р-н, 5 км к юго-востоку от пос. Озерск, окр. оз. Большого Вавайского, Пробатова, 1980 г., № 5855, VLA.

Poaceae

Bromopsis arctica (Shear) Holub, **2n=42**. Камчатка, Елизовский р-н, окр. пос. Начики, берег р. Плотниковой, Соколовская, 1959 г., № 124, LECB.[1]

B. canadensis (Michx.) Holub, **2n=14**. Камчатка: Усть-Камчатский р-н, Козыревский совхоз, Соколовская, 1959 г., № 158, LECB; Елизовский р-н, 5 км к югу от с. Пиначево, долина р. Пиначевой (бассейн р. Авачи), Пробатова, Рудыка, 1972 г., № 3653, VLA; окр. пос. Авача, пойма р. Авачи, Пробатова, Рудыка, 1972 г., № 3671; VLA; г. Петропавловск-Камчатский, склон Никольской сопки, Пробатова, 1969 г., № 2231, VLA; Сахалин, Макаровский р-н: окр. ж.-д. ст. Пугачево, в долине ручья, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6328, VLA; окр. пос. Заозерное, на склоне, Курченко, Дорохина, 1980 г., № 5811, VLA.

B. inermis (Leyss.) Holub, **2n=56**. Камчатка, г. Петропавловск-Камчатский, берег оз. Култушного, Пробатова, 1969 г., № 2162, VLA.

Bromus squarrosus L., **2n=14**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка у Владивостока, Пробатова, 1983 г., № 6117, VLA.

Calamagrostis litwinowii Kom., **2n=56**. Камчатка, Елизовский р-н, 10 км к северу от г. Елизово, урочище Светлый Ключ, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6071, VLA.[2]

C. sachalinensis Fr. Schmidt, **2n=42**. Сахалин, 30 км от г. Южно-Сахалинска к Холмску, окр. ж.-д. ст. Перевал, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6181, VLA.[3]

Cinna latifolia (Trev.) Griseb., **2n=28**. Сахалин, 30 км от г. Южно-Сахалинска к Холмску, окр. ж.-д. ст. Перевал, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6255, VLA.

Festuca rubra L. subsp. *rubra*, **2n=42**. Сахалин, Долинский р-н, окр. пос. Остромысовка, Соколовская, 1957 г., № 153, LECB.[4]

Leymus interior (Hult.) Tzvel., **2n=28**. Камчатка, Авачинский вулкан, около 900 м над ур. м., Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6113, VLA.

Poa kamczatensis Probat., **2n=49**. Камчатка, г. Петропавловск-Камчатский, у вершины Зеркальной сопки, Пробатова, 1971 г., № 3321, VLA; **2n=56**. Камчатка, г. Петропавловск-Камчатский, седловина Никольской сопки, Пробатова, 1969 г., № 2234, VLA; там же, мыс Сигнальный, Пробатова, 1970 г., № 3103, VLA; там же, гребень Никольской сопки, Пробатова, 1969 г., № 2229, VLA; там же, Пробатова, 1969 г., № 2230, VLA.

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwi, **2n=20**. Приморский край: Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, ключ Кабаний, Пробатова, 1979 г., № 5465, VLA; Красноармейский р-н, окр. пос. Мельничное, Шкитова, 1979 г., № 5631, VLA.

Vulpia myuros (L.) C. C. Gmel., **2n=42**. Приморский край, Владивосток, ж.-д. ст. Первая Речка, Пробатова, 1974 г., № 6036, VLA.[5]

---

[1] Этот образец в более ранней работе (Соколовская, 1963) подразумевался под названием «*Bromus ornans*».

[2] Для этого образца было по недоразумению указано 2n=42 (Пробатова, Соколовская, 1983).

[3] Повторное изучение хромосом у этого образца, приведенного ранее (Пробатова, Соколовская, 1983), выявило лишь 2n=42.

[4] Повторное изучение этого образца показало 2n=42 вместо указанного ранее (Соколовская, Пробатова, 1976) числа 2n=35.

[5] Для этого образца было ошибочно приведено 2n=28 (Пробатова, Соколовская, 1983).

Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim., 2n=28. Камчатка, Елизовский р-н, 7 км к западу от пос. Паратунка, пойма р. Паратунки, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6049, VLA; Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровка, Пробатова, 1980 г., № 5810, VLA.

F. palmata (Pall.) Maxim., 2n=28. Приморский край, Владивосток, природный лесопарк Вторая Речка, Пробатова, 1980 г., № 5686, VLA.

Fragaria orientalis Losinsk., 2n=28. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. сел. Тереховка, Пробатова, Рудыка, 1981 г., № 6007, VLA.

Potentilla flagellaris Willd. ex Schlecht., 2n=14. Приморский край, окр. г. Владивостока, п-ов Муравьева-Амурского близ ж.-д. платформы Спутник, Пробатова, Соколовская, 1981 г., № 5985, VLA.

P. vulcanicola Juz., 2n=14. Камчатка: Елизовский р-н, Кроноцкий заповедник, левый берег р. Кроноцкой в 4 км от истока, Якубов, 1980 г., № 5878, VLA; Авачинский вулкан, около 1000 м над ур. м., Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6114, VLA.

Rubus pedatus Smith, 2n=14. Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, вершина горы Чехова в системе Сусунайского хребта, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6205, VLA.

Sibbaldia procumbens L., 2n=14. Камчатка, Авачинский вулкан, 900 м над ур. м., Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6063, VLA.

Waldsteinia ternata (Steph.) Fritsch subsp. *maximowicziana* Teppner, 2n=28. Приморский край, Владивосток, природный лесопарк Вторая речка, Пробатова, 1980 г., № 5697, VLA.

Ленинградский
государственный университет,
Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 26 III 1984.

УДК 576.316.7 : 582.5/9 (476)

Бот. журн., т. 70, № 1

С. А. Дмитриева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *LAMIACEAE* И *POACEAE* ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

DMITRIYEVA S. A. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *LAMIACEAE* AND *POACEAE* OF THE BYELORUSSIAN FLORA

Lamiaceae

Ajuga genevensis L., 2n=32. Брестская обл., 3 км к востоку от г. Иваново, Дмитриева, 1983 г., № 49.[1]

Betonica officinalis L., 2n=16. Гомельская обл., Припятский государственный ландшафтно-гидрологический заповедник, Озеранское лесничество, кв. 302, Побирушко, 1983 г., № 206.

Galeobdolon luteum Huds., 2n=18. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Новый Двор, Козловская, Дмитриева, 1981 г., № 101.

Lamium album L., 2n=18. Брестская обл., 3 км к востоку от г. Иваново, Дмитриева, 1983 г., № 47.

L. maculatum (L.) L., 2n=18. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Подгай, Козловская, Дмитриева, 1981 г., № 82.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института экспериментальной ботаники АН БССР, Минск (MSK).

Leonurus cardiaca L., **2n=18**. Брестская обл., Дрогичинский р-н, 1 км к северу от дер. Марковичи, Дмитриева, 1981 г., № 69.

Lycopus europaeus L., **2n=22**. Минская обл., Минский р-н, берег Заславского водохранилища вблизи гостиницы «Юность», Кузнецова, 1976 г., № 427.

Mentha longifolia (L.) L., **2n=24**. Минская обл., Минский р-н, 1 км к западу от дер. Подгай, Козловская, Дмитриева, 1981 г., № 301.

Origanum vulgare L., **2n=30**. Гомельская обл., Мозырский р-н, окр. дер. Провтюки, Шаблинский, 1974 г., № 194.

Prunella vulgaris L., **2n=28**. Гродненская обл., Волковыский р-н, 4 км к юго-западу от дер. Зубовщины, Семеренко, 1972 г., № 73-3; Брестская обл., Государственное заповедно-охотничье хозяйство «Беловежская пуща», Переровское лесничество, кв. 589, Семеренко, Блажевич, 1976 г., № 73-4; Минская обл., Минский р-н, окр. ж.-д. ст. Крыжовка, Дмитриева, Блажевич, 1980 г., № 20; Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, окр. дер. Домжерицы, Дмитриева, Швец, 1983 г., № 88.

Salvia verticillata L., **2n=16**. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Городище, Козловская, Семеренко, 1977 г., № 390; Могилевская обл., окр. г. Климовичи, Козловская, Булат, 1978 г., № 305.

Stachys annua (L.) L., **2n=34**. Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, окр. дер. Домжерицы, Симонович, 1977 г., № 303.

S. sylvatica L., **2n=66**. Гродненская обл., 4 км к северо-востоку от г. Слонима, Шаблинский, 1974 г., № 198; Брестская обл., Государственное заповедно-охотничье хозяйство «Беловежская пуща», Переровское лесничество, кв. 712, Блажевич, Семеренко, 1976 г., № 198-1; Могилевская обл., Климовичский р-н, окр. дер. Яновки, Козловская, 1978 г., № 198-2; Минская обл., Минский р-н: 1 км к северу от дер. Буды, Дмитриева, Козловская, 1981 г., № 24; 2 км к северу от дер. Жуковки, Дмитриева, Козловская, 1981 г., № 63.

Poaceae

Agropyron cristatum (L.) Beauv., **2n=28**. Гомельская обл., Речицкий р-н, окр. дер. Ведрич, Вынаев, Третьяков, 1976 г., № 236.

Alopecurus aequalis Sobol., **2n=14**. Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, окр. дер. Домжерицы, Дмитриева, Швец, 1983 г., № 191.

A. pratensis L., **2n≈28**. Гомельская обл., Житковичский р-н, Переровское лесничество, кв. 1, Козловская, 1973 г., № 110.

Anthoxanthum odoratum L., **2n=20**. Гродненская обл., Лидский р-н, окр. дер. Островля, Блажевич, 1973 г., № 71-3.

Bromus mollis L., **2n=28**. Гродненская обл., Новогрудский р-н, окр. дер. Селец, Блажевич, 1973 г., № 101.

B. squarrosus L., **2n=14**. Минская обл., Минский р-н, на участке железной дороги между ст. Минск пассажирский—Масюковщина, Вынаев, Блудов, 1975 г., № 266.

Festuca gigantea (L.) Vill., **2n=42**. Минская обл: Воложинский р-н, окр. дер. Раков, Блажевич, 1974 г., № 100-1; Минский р-н, 2 км к югу от дер. Кайково, Козловская, 1977 г., № 371.

F. ovina L., **2n=14**. Минская обл., Минский р-н, Прилепская лесная дача, Козловская, 1973 г., № 83.

Glyceria fluitans (L.) R. Br., **2n=40**. Минская обл., Минский р-н, берег Заславского водохранилища вблизи гостиницы «Юность», Кузнецова, 1976 г., № 340; Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, окр. дер. Домжерицы, Дмитриева, 1979 г., № 10; Брестская обл., Дрогичинский р-н, 5 км к востоку от дер. Огдемер, Дмитриева, 1983 г., № 33.

G. maxima (C. Hartm.) Holmb., **2n≈56**. Брестская обл., Пинский р-н, 1 км к востоку от дер. Тервовичи, Дмитриева, 1983 г., № 70.

Koeleria grandis Bess. ex Gorski, **2n=70**. Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, 1 км к западу от дер. Крайцы, Дмитриева, Швец, 1983 г., № 141.

Lolium perenne L., 2n=14. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Жуковки, Дмитриева, 1981 г., № 19.

Milium effusum L., 2n=28. Минская обл., Воложинский р-н, окр. дер. Раков, Блажевич, 1974 г., № 206; Брестская обл., Кобринский р-н, Повитьевское лесничество, кв. 85, Дмитриева, 1983 г., № 21.

Molinia caerulea (L.) Moench, 2n=36. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Боровляны, Козловская, 1977 г., № 391.

Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert, 2n=28. Брестская обл., Лунинецкий р-н, окр. дер. Кожан-Городок, левобережная пойма р. Припяти, Ким, 1983 г., № 205.

Phleum pratense L., 2n=42. Минская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, урочище Гурба, Дмитриева, Швец, 1983 г., № 107.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud., 2n=48. Брестская обл., Кобринский р-н, Повитьевское лесничество, кв. 65, Дмитриева, 1983 г., № 12.

Puccinellia distans (Jacq.) Parl., 2n≈42. Минская обл., окр. ж.-д. ст. Смолевичи, Вынаев, Третьяков, 1975 г., № 149; Гомельская обл., Жлобинский р-н, окр. дер. Солоное, пойма р. Добасна, Третьяков, 1982 г., № 454.

Setaria glauca (L.) Beauv., 2n=36. Могилевская обл., Быховский р-н, окр. дер. Чечевичи, Вынаев, 1975 г., № 207; Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, окр. дер. Крайцы, Дмитриева, Швец, 1983 г., № 147.

S. viridis (L.) Beauv., 2n=18. Минская обл., Минский р-н, окр. ж.-д. ст. Радиаторный, Вынаев, 1975 г., № 304.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР. Минск.

Поступило 24 II 1984.

УДК 576.316.7 : 582(476)

Бот. журн., т. 70, № 1

Л. В. Семеренко

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ БЕЛОРУССИИ

SEMERENKO L. V. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME BYELORUSSIAN FLORA SPECIES

Alliaceae

Allium angulosum L., 2n=16. Гомельская обл., Лоевский р-н, окр. дер. Городок, Семеренко, 1981, № 6.[1]

A. scorodoprasum L., 2n=16. Гомельская обл., Гомельский р-н, г. Гомель, парк культуры и отдыха им. Луначарского, Третьяков, 1980, № 526.

A. ursinum L., 2n=14. Минская обл., Дзержинский р-н, окр. учебно-опытного лесхоза «Негорелое», Блажевич, Семеренко, 1977, № 93.

Apiaceae

Astrantia major L., 2n=28. Минская обл., Пуховичский р-н, окр. ж.-д. о. п. Веленский, Третьяков, Семеренко, 1979, № 379-1; Брестская обл., Каменецкий р-н, Государственное заповедно-охотничье хозяйство «Беловежская пуща», Блажевич, Семеренко, 1976, № 379.

Laserpitium latifolium L., 2n=22. Минская обл.: Логойский р-н, окр. мемориального комплекса Хатынь, Семеренко, Кудряшева, 1979, № 160-5; Минский р-н, окр. ж.-д. о. п. Зеленое, Семеренко, Кудряшева, 1979, № 160-6.

Seseli libanotis (L.) Koch, 2n=44. Минская обл., Пуховичский р-н, окр. ж.-д. о. п. Талька, Вынаев, Третьяков, 1977, № 777.

---

[1] Экземпляры хранятся в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР (MSK).

Asteraceae

Carlina vulgaris L., **2n=20**. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Колодищи, Козловская, 1976, № 249-1; Гомельская обл., Мозырский р-н, окр. дер. Провтюки, Семеренко, 1979, № 27.

Centaurea phrygia L., **2n=22**. Минская обл., Логойский р-н, окр. мемориального комплекса Хатынь, Семеренко, Кудряшева, 1979, № 267-1.

Petasites hybrydus (L.) Gaertn., **2n=60**. Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Вязынка, Семеренко, Кудряшева, 1979, № 61.

P. spurius (Retz.) Reichenb., **2n=60**. Витебская обл., Верхне-Двинский р-н, г. Верхне-Двинск, Козловская, Семеренко, 1976, № 537.

Pyrethrum corymbosum (L.) Scop., **2n=36**. Гомельская обл., Мозырский р-н, окр. дер. Провтюки, Козловская, Семеренко, 1979, № 542.

Scorzonera ruprechtiana Lipsch. et Krasch. ex Lipsch., **2n=14**. Минская обл., Мядельский р-н, окр. дер. Ольшево, Вынаев, 1978, № 65.

Senecio borysthenicus (DC.) Andrz., **2n=40**. Гомельская обл., Добрушский р-н, окр. г. Добруша, Вынаев, Третьяков, 1979, № 4.

Brassicaceae

Cardaria draba (L.) Desv., **2n=64**. Гомельская обл.: Жлобинский р-н, г. Жлобин, Третьяков, Блудов, 1979, № 474; Мозырский р-н, г. Мозырь, Третьяков, 1980, № 474-1.

Dentaria bulbifera L., **2n=96**. Брестская обл., Пружанский р-н, окр. дер. Попелево, Блажевич, Семеренко, 1977, № 6.

Lunaria rediviva L., **2n=30**. Минская обл., Воложинский р-н, окр. пос. Раков, Парфенов, 1978, № 139-3.

Thlaspi alpestre L., **2n=14**. Минская обл., Мядельский р-н, окр. дер. Ольшево, Вынаев, 1976, № 78.

Caryophyllaceae

Melandrium dioicum (L.) Coss. et Germ., **2n=24**. Могилевская обл., Шкловский р-н, окр. дер. Заходы, Третьяков, 1980, № 336-1.

Silene lithuanica Zapał., **2n=24**. Брестская обл., Барановичский р-н, окр. оз. Гать, Дмитриева, Блажевич, 1980, № 10.

Spergularia marina (L.) Griseb., **2n=36**. Минская обл., Солигорский р-н, окр. г. Солигорска, Третьяков, 1979, № 362-1.

Chenopodiaceae

Chenopodium bonus-henricus L., **2n=36**. Минская обл., Минский р-н, окр. ж.-д. о. п. Слобода, Третьяков, 1975, № 332.

Ch. foliosum Aschers., **2n=18**. Минская обл., Минский р-н, окр. г. п. Заславль, Голубков, 1980, № 527.

Empetraceae

Empetrum nigrum L., **2n=26**. Витебская обл., Миорский р-н, 4 км на север от дер. Буда, Семеренко, Швец, 1976, № 37.

Fabaceae

Astragalus cicer L., **2n=64**. Минская обл., Пуховичский р-н, ж.-д. о. п. Вендеж, Семеренко, 1979, № 40-1.

A. danicus Retz., **2n=16**. Гомельская обл., Житковичский р-н, окр. г. п. Турова, Ненадович, 1972, № 201-1.

Lathyrus tuberosus L., **2n=14**. Гомельская обл., Мозырский р-н, окр. ж.-д. ст. Мозырь, Третьяков, 1980, № 505.

Onobrychis arenaria (Kit.) DC., **2n=28**. Минская обл., Логойский р-н, окр. мемориального комплекса Хатынь, Семеренко, Кудряшева, 1979, № 470.

Lamiaceae

Dracocephalum ruyschiana L., **2n=14**. Витебская обл., Березинский государственный биосферный заповедник, Рожнянское лесничество, кв. 230, Третьяков, 1978, № 213-1.

Galeopsis pubescens Bess., **2n=16**. Минская обл., Логойский р-н, г. Плещеницы, Семеренко, Кудряшева, 1979, № 62.

Melittis sarmatica Klok., **2n=30**. Брестская обл., Пружанский р-н, окр. дер. Попелево, Блажевич, Семеренко, 1977, № 358.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР, Минск.

Поступило 14 III 1984.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.738

O. N. Allen, E. K. Allen. The Leguminosae: a source book of characteristics, uses, and nodulation. Madison. — The University of Wisconsin Press, 1981. 812 p. (О. Н. Аллен, Э. К. Аллен. Бобовые: признаки, использование и нодуляция. 1981).

G. P. YAKOVLEV. (*A REVIEW*)

Работа О. Н. Аллена (1905—1976) и его жены Э. К. Аллен, завершившаяся изданием рецензируемой книги, продолжалась более 45 лет. В течение почти полувека они собирали семена и корневые клубеньки бобовых и проводили с ними разнообразные исследования — вначале на Гавайских островах (1930—1945), а затем, с 1947 г., в отделе бактериологии университета штата Висконсин.

О. Н. Аллен один из крупнейших специалистов в своей области, автор более чем 150 публикаций в научных журналах, из которых свыше 40 написаны совместно с Э. К. Аллен. После смерти мужа Э. К. Аллен подвела итоги совместной работы и опубликовала их в виде отдельной монографии.

Должен сразу отметить, что работа супругов Аллен в части своей, посвященной нодуляции [1] бобовых, уникальна и равных в мировой литературе не имеет. Именно эта часть (т. е. примерно треть объема книги) представляет исключительный интерес для всех легуминистов, а равным образом и биохимиков, занимающихся проблемами азотфиксации. Значительно менее интересны сведения относительно морфологических особенностей, систематики, типификации тех или иных родов, а также о применении отдельных видов в практической деятельности человека. Насколько я могу судить, эти данные сугубо компилятивны, лично «не выстраданы» авторами и далеко не всегда критически осмыслены, поэтому коснусь в своей рецензии-обзоре только затронутых Алленами проблем нодуляции, построив изложение таким образом, чтобы доставить максимум возможной информации отечественным читателям. Это тем более необходимо, так как рецензируемая работа малодоступна.

Согласно данным книги, из 66 родов подсемейства мимозовых [2] (главнейшие группы бобовых рассматриваются как подсемейства) к 1978—1979 гг. в той или иной степени изучен 31, из них у представителей 18 родов все исследованные виды имели клубеньки, у 5 — клубеньки всегда отсутствовали, а в 8 родах отмечены как «клубеньковоносные», так и «неклубеньковые» виды. По подсчетам авторов книги, в мире известно от 2506 до 2920 видов мимозовых, обследовано 388 видов и у 351 клубеньки были найдены.

Среди подсемейства цезальпиниевых, в котором насчитывается 177 родов, нодуляция проверена у 65: у 13 родов все 100% изученных видов характеризуются положительной нодуляцией, у 13 — обнаружены как клубеньковоносные, так и не имеющие клубеньков таксоны, 39 клубеньков не имеют.

Из примерно 2800 видов цезальпиниевых обследовано 258 таксонов, и только у 72 были найдены клубеньки.

По мотыльковым цифры выглядят следующим образом. Всего известно 505 родов; обследовано 269. У 241 рода все изученные виды имеют клубеньки,

---

[1] В русском языке не существует эквивалента английского термина. Наиболее точный перевод слова nodulation — клубеньковость — неблагозвучен, поэтому мы решились использовать транслитерированный вариант английского термина.

[2] Более современная информация о числе таксонов бобовых может быть почерпнута в обзоре Г. П. Яковлева и Р. В. Камелина (1983).

у 14 клубеньки не обнаружены и 14 характеризуются как положительной, так и отрицательной нодуляцией. Считается, что в подсемействе от 12 215 до 13 792 видов. Обследованы 2462 вида, положительная нодуляция отмечена у 2416.

Любопытны процентные показатели степени изученности. На видовом уровне обследовано 15% представителей семейства. Из этого числа 91% видов имеет клубеньки. Среди мимозовых и мотыльковых этот индекс равен соответственно 90 и 98%, но среди цезальпиниевых — только 30.

Научное изучение почвоулучшающих свойств бобовых и выяснение связи этого явления с системой клубеньковой азотфиксации были начаты в середине XIX столетия. H. Hellriegal и H. Wilfarth в 1888 г. впервые экспериментально подтвердили связь между наличием корневых клубеньков и ассимиляцией свободного азота, а H. Beijerink в том же году изолировал в чистой культуре клубеньковые бактерии из нескольких видов бобовых, подтвердив, что они являются микросимбионтами. Вскоре после этих открытий было начато практическое их использование для повышения урожайности тех или иных культур.

Для того чтобы сделать культуры *Rhizobium* легко доступными для исследователей и агрономов в рамках International Biological Programme, в 1973 г. был опубликован «World Catalogue of Rhizobium Cultures» (Allen, Hamatová, 1973), содержащий перечень почти 3000 штаммов, их общие характеристики, а также общие указания относительно растений-хозяев и мест, где эти штаммы хранятся.

В последние годы установлено, что микросимбионт может ограниченно осуществлять азотфиксацию в чистой культуре, но практического применения это открытие пока не нашло.

Образование клубеньков включает ряд стадий. В ювенильном состоянии все клубеньки маленькие и сферические. Форма их определяется распространением и локализацией клубеньковой меристемы. Полушаровидные периферические меристемы продуцируют сферические клубеньки, подобные таковым у представителей родов *Arachis*, *Desmodium*, *Glycine*, *Lotus* и *Vigna*. Продолговатые, цилиндрические, пальцеобразные формы образуются при дистальном росте апикальной меристемы. Если по каким-либо причинам рост осуществляется в разных частях меристемы с разной скоростью или происходит ее расщепление, то возникают раздвоенные, пальчатые, дланевидные или коралловидные клубеньки. Клубеньки упомянутых типов характерны для представителей родов *Caragana*, *Onobrychis*, *Trifolium* и *Vicia*.

Несмотря на заметные различия в морфологических типах клубеньков, попытки связать их особенности с систематическим положением, в частности с делением бобовых на трибы, представляются авторам книги неосновательными. Однако для конкретных видов чаще всего характерна достаточно единообразная форма клубеньков. Так, например, у *Alysicarpus vaginalis* наблюдаются округлые клубеньки, в то время как у близкого *A. longifolius* идентичный штамм ризобиума вызывает образование ветвистых клубеньков. Клубеньки большинства видов умеренной зоны однолетние, точнее существуют в течение одного вегетационного периода и лизируются либо к моменту созревания плодов, либо к листопаду. Однако есть сообщения о существовании 4—6-летних клубеньков у видов родов *Wisteria* и *Caragana*. К осени рост таких многолетних клубеньков замедляется, возобновляясь на следующий год на верхушке. Клубеньки тропических видов чаще всего существуют в течение нескольких лет. Само по себе наличие клубеньков не гарантирует обязательной пользы растению. Об эффективности симбиоза обычно свидетельствуют большие розоватые клубеньки, прикрепляющиеся на верхней стороне и вдоль трещин корня, а также темнозеленая листва растения-хозяина. Напротив, желтоватая листва иногда служит показателем неэффективного симбиоза. В этом случае клубеньки невелики, многочисленны, зеленовато-белого цвета. Располагаются они рассеянно вдоль корней первого и второго порядков.

Отсутствие клубеньков отнюдь не указывает на принципиальную невозможность симбиоза. Это может быть временно связано с различными неблагоприятными условиями существования растения-хозяина. Одновременно далеко не всегда клубеньковоподобные образования связаны с инвазией видов

рода *Rhizobium*. Иногда клубеньки возникают вследствие воздействия различных галлообразующих насекомых. Это так называемые ложные клубеньки.

Неспособность к образованию клубеньков скорее всего определяется генетическими особенностями растения-хозяина, что в конечном итоге связано с филогенией. Однако возможно выделить несколько дополнительных факторов. Так, например, у подавляющего большинства родов подсем. *Caesalpinioideae*, где клубеньки не обнаружены, вероятно, действуют несколько факторов, а именно: 1) наличие физических и морфологических барьеров, препятствующих инвазии, например плотных, темноокрашенных корешков и редких толстостенных корневых волосков; 2) присутствие в клетках полифенольных соединений, оказывающих сдерживающее влияние на ризобиальную инвазию и рост; 3) отсутствие лектинов и фитохемаглютининов; 4) отсутствие дисоматических клеток в коре корня, которые, согласно L. Wipf и D. Cooper (1940), являются существенными для первоначальной меристематической активности, завершающейся образованием клубеньков; 5) взаимосвязь между хромосомным числом и наличием клубеньков. Последний тезис авторы книги стремятся подтвердить схемой.

Эктотрофные микоризы редки у бобовых, но все же отмечены у некоторых тропических африканских видов из родов *Afzelia*, *Anthonotha* и т. д. (триба *Amherstieae*), не имеющих клубеньков. Возможно, что это альтернативный тип симбиоза, но несомненно, что азотфиксация при этом не происходит.

Значительный интерес представляют конкретные сведения, касающиеся тех или иных родов, которые даны в сводной таблице книги. Материалы этой таблицы в сокращенном варианте воспроизводятся ниже. Приводится алфавитный перечень родов, распределенных по подсемействам.

Mimosoideae

Acacia (217; 206);[3] *Adenanthera* (3; 0); *Albizia* (32; 32); *Amblygonocarpus* (1; 0); *Anadenanthera* (1; 1); *Calliandra* (13; 10); *Carthormion* (1; 1); *Desmanthus* (5; 5); *Dichrostachys* (9; 9); *Elephanthorrhiza* (4; 4); *Entada* (5; 5); *Enterolobium* (2; 2); *Inga* (17; 13); *Leucaena* (3; 3); *Lysiloma* (1; 1); *Mimosa* (25; 22); *Neptunia* (4; 4); *Newtonia* (2; 0); *Parapiptadenia* (1; 1); *Parkia* (5; 4); *Penthaclethra* (1; 1); *Piptadenia* (3; 1); *Pithecellobium* (14; 13); *Prosopis* (9; 6); *Samanea* (1; 1); *Schrankia* (2; 2); *Strombocarpa* (1; 0); *Stryphnodendron* (2; 2); *Wallaceodendron* (1; 1); *Xerocladia* (1; 1); *Xylia* (2; 0).

Caesalpinioideae

Afzelia (2; 0); *Amherstia* (1; 1*); *Baikiaea* (2; 2); *Bauhinia* (27; 1); *Berlinia* (1; 0); *Brachystegia* (8; 0); *Brownea* (6; 1); *Burkea* (1; 0); *Caesalpinia* (14; 0); *Cassia* (99; 44); *Ceratonia* (1; 0); *Cercidium* (2; 0); *Cercis* (3; 1); *Colophospermum* (1; 0); *Colvillea* (1; 1); *Copaifera* (1; 1*); *Cordeauxia* (1; 1); *Cordyla* (1; 0); *Crudia* (1; 0); *Cryptosepalum* (1; 1); *Cynometra* (3; 3); *Delonix* (2; 0); *Dialium* (3; 1); *Dicymbe* (2; 2); *Dimorphandra* (1; 1); *Eperua* (3, 1*); *Erythrophleum* (2; 2); *Gilbertiodendron* (1; 1); *Gleditsia* (5; 0); *Gossweilerodendron* (1; 1); *Guibourtia* (2; 0); *Gymnocladus* (1; 0); *Haemataxylon* (1; 0); *Hardwickia* (1; 1); *Hoffmanseggia* (4; 0); *Holocalyx* (1; 0); *Hymenaea* (1; 1*); *Intsia* (3; 1); *Julbernardia* (1; 0); *Koompassia* (1; 0); *Lysidice* (1; 1); *Macrolobium* (1; 0); *Maniltoa* (2; 1); *Mezoneurum* (2; 0); *Mora* (2; 2*); *Pahudia* (1; 0); *Parkinsonia* (2; 0); *Peltogyne* (1; 0); *Peltophorum* (2; 0); *Petalostylis* (1; 0); *Phyllocarpus* (1; 1); *Piliostigma* (2; 0); *Pterogyne* (1; 0); *Pterolobium* (1; 0); *Saraca* (4; 1*); *Schizolobium* (1; 0); *Schotia* (3, 0); *Sclerolobium* (2; 2); *Scorodophloeus* (1; 0); *Sindora* (1; 0); *Swartzia* (7; 7); *Tachigalia* (2; 0); *Tamarindus* (1; 0); *Trachylobium* (1; 1); *Tylosema* (1; 0).

Papilionoideae

Abrus (6; 6); *Adenocarpus* (3; 3); *Adenodolichos* (1; 1); *Adesmia* (7; 7); *Aeschynomene* (44; 44); *Afrormosia* (2; 2); *Alexa* (1; 0); *Alhagi* (1; 1); *Alistilus* (1; 1); *Alysi-

[3] В скобках первая цифра означает число изученных видов, вторая — число видов, у которых были обнаружены клубеньки. Звездочкой отмечены виды, для которых известна как положительная, так и отрицательная нодуляция.

carpus (14; 14); *Amphicarpaea* (4; 4); *Amorpha* (8; 8); *Amphithalea* (1; 1); *Anagyris* (1; 1); *Andira* (2; 1); *Anthyllis* (6; 6); *Antopetitia* (1; 1); *Aotus* (4; 4); *Apios* (1; 1); *Arachis* (10; 10); *Argyrolobium* (24; 24); *Artrolobium* (1; 1); *Aspalathus* (60; 60); *Asphalthium* (2; 2); *Astragalus* (102; 94); *Atylosia* (3; 3); *Bakerophyton* (1; 1); *Baphia* (2; 2); *Baptisia* (6; 6); *Biserrula* (1; 1); *Bolusanthus* (1; 1); *Bolusia* (1; 1); *Borbonia* (1; 1); *Bossiaea* (12; 12); *Bowdichia* (1; 0); *Brachysema* (5; 5); *Brya* (1; 1); *Buchenroedera* (2; 2); *Burtonia* (1; 1); *Butea* (1; 0); *Cajanus* (1; 1); *Calopogonium* (3; 3); *Calpurnia* (3; 3); *Calycotome* (3; 3); *Camoensia* (1; 0); *Canavalia* (8; 8); *Caragana* (12; 12); *Carmichaelia* (18; 18); *Castanospermum* (1; 0); *Catenaria* (1; 1); *Centrosema* (8; 8); *Chaetocalyx* (2; 0); *Chordospartium* (1; 1); *Chorizema* (7; 7); *Christia* (1; 1); *Cicer* (2; 2); *Cladrastis* (3; 0); *Clathrotropis* (2; 2); *Clianthus* (4; 4); *Clitoria* (8; 8); *Codariocalyx* (2; 2); *Cologania* (2; 2); *Colutea* (3; 3); *Corallospartium* (1; 1); *Coronilla* (12; 12); *Coursetia* (1; 1); *Cracca* (3; 2); *Craibia* (1; 1); *Cratylia* (1; 1); *Crotalaria* (145; 145); *Cullen* (2; 2); *Cyamopsis* (3; 3); *Cyclobarpa* (1; 1); *Cyclopia* (4; 4); *Cytisus* (22; 22); *Dalbergia* (16; 15); *Dalbergiella* (1; 1); *Dalea* (14; 8); *Dalhousiea* (1; 0); *Daviesia* (13; 13); *Decorsea* (1; 1); *Derris* (6; 5); *Desmodium* (76; 76); *Dewevrea* (1; 1); *Dicerma* (1; 1); *Dichilus* (3; 3); *Dillwynia* (9; 9); *Dioclea* (2; 2); *Diplotropis* (1; 0); *Dipogon* (1; 1); *Dipteryx* (1; 0); *Dolichopsis* (1; 1); *Dolichos* (18; 18); *Dorycnium* (5; 5); *Drepanocarpus* (1; 1); *Droogmansia* (1; 1); *Dumasia* (2; 2); *Dunbaria* (2; 2); *Eminia* (1; 1); *Erichsenia* (1; 0); *Eriosema* (29; 29); *Erythrina* (27, 27); *Eutaxia* (5; 5); *Eysenhardtia* (2; 1); *Fagelia* (1; 1); *Flemingia* (5; 5); *Galactia* (6; 6); *Galega* (7; 7); *Gastrolobium* (8; 8); *Geissaspis* (2; 2); *Genista* (11; 11); *Gliricidia* (1; 1); *Glottidium* (1; 1); *Glycine* (6; 6); *Glycyrrhiza* (4; 4); *Gompholobium* (9; 9); *Goodia* (2; 2); *Gourliea* (1; 1); *Halimodendron* (1; 1); *Hardenbergia* (2; 2); *Haydonia* (1; 1); *Hedysarum* (13; 13); *Heylandia* (1; 1); *Hippocrepis* (4; 4); *Hoitia* (1; 1); *Hosackia* (5; 5); *Hovea* (4; 4); *Hymenocarpos* (1; 1); *Hymenolobium* (1; 1); *Hypocalyptus* (1; 1); *Indigofera* (194; 191); *Inocarpus* (1; 0); *Isotropis* (2; 2); *Jacksonia* (8; 8); *Kennedia* (11; 11); *Kerstingiella* (1; 1); *Kotschya* (6; 6); *Kummerowia* (2; 2); *Lablab* (1; 1); *Laburnum* (4; 4); *Lathyrus* (45; 45); *Latrobea* (1; 1); *Lebeckia* (7; 7); *Lens* (2; 2); *Lespedeza* (30; 30); *Lessertia* (17; 17); *Listia* (1; 1); *Loddigesia* (1; 1); *Lonchocarpus* (12; 11); *Lotononis* (31; 31); *Lotus* (58; 58); *Lupiniphyllum* (1; 1); *Lupinus* (56; 56); *Maackia* (2; 1); *Machaerium* (3; 3); *Macroptilium* (2; 2); *Macrotyloma* (11; 11); *Mastersia* (1; 1); *Medicago* (40; 40); *Melilotus* (16; 16); *Melolobium* (5; 5); *Millettia* (6; 6); *Mirbelia* (6; 6); *Mucuna* (16; 16); *Mundulea* (1; 1); *Myrocarpus* (1; 1); *Myroxylon* (1; 1); *Nemcia* (3; 3); *Neorautanenia* (4; 4); *Nephromeria* (1; 1); *Notospartium* (1; 1); *Olneya* (1; 1); *Onobrychis* (10; 10); *Ononis* (18; 18); *Ophrestia* (4; 4); *Orbexilum* (3; 3); *Ormocarpum* (2; 2); *Ormosia* (5; 5); *Ornithopus* (6; 6); *Ostryoderris* (2; 2); *Otoptera* (1; 1); *Ougeinia* (1; 1); *Oxylobium* (5; 5); *Oxyrhynchus* (1; 0); *Oxytropis* (22; 22); *Pachecoa* (1; 1); *Pachyrrhizus* (1; 1); *Parochetus* (1; 1); *Parryella* (1; 1); *Pearsonia* (11; 11); *Pediomelum* (2; 2); *Pericopsis* (2; 2); *Petalostemon* (9; 7); *Petalostylis* (1; 0); *Petteria* (1; 1); *Phaseolus* (21; 21); *Phyllodium* (1; 1); *Phyllota* (3; 3); *Physanthyllis* (1; 1); *Pickeringia* (1; 1); *Piptanthus* (1; 1); *Piscidia* (1; 1); *Pisum* (6; 6); *Plagiolobium* (1; 1); *Platylobium* (2; 2); *Platymiscium* (3; 3); *Podalyria* (6; 6); *Pongamia* (1; 1); *Priestleya* (5; 5); *Pseudarthria* (2; 2); *Pseudeminia* (1; 1); *Pseudovigna* (1; 1); *Psophocarpus* (5; 5); *Psoralea* (25; 25); *Psoralidium* (3; 3); *Psorodendron* (1; 1); *Psorothamnus* (1; 1); *Pterocarpus* (14; 14); *Pteroloma* (2; 2); *Ptycholobium* (3; 3); *Pueraria* (2; 2); *Pultenaea* (23; 23); *Rafnia* (9; 9); *Ramirezella* (1; 1); *Requienia* (2; 2); *Rhynchosia* (57; 57); *Robinia* (6; 6); *Rothia* (1; 1); *Sarothamnus* (1; 1); *Scorpiurus* (3; 3); *Scottia* (1; 1); *Sesbania* (34; 34); *Shuteria* (1; 1); *Smithia* (10; 10); *Sophora* (17; 16); *Spartium* (1; 1); *Sphaerolobium* (3; 3); *Sphenostylis* (5; 5); *Strongylodon* (2; 2); *Strophostyles* (4; 4); *Stylosanthes* (18; 18); *Sutherlandia* (2; 2); *Swainsona* (17; 17); *Sweetia* (1; 1); *Taverniera* (1; 1); *Tilene* (2; 2); *Templetonia* (3; 2); *Tephrosia* (95; 95); *Teramnus* (7; 7); *Tetragonolobus* (5; 5); *Thermopsis* (5; 5); *Thornbera* (2; 1); *Tipuana* (1; 1); *Trifolium* (141; 141); *Trigonella* (19; 19); *Ulex* (2; 2); *Uraria* (2; 2); *Vicia* (65; 65); *Vigna* (46; 46); *Viminaria* (1; 1); *Virgilia* (1; 1); *Voandzeia* (1; 1); *Wiborgia* (2; 2); *Wisteria* (8; 8); *Xanthocercis* (1; 1); *Xeroderris* (1; 1); *Zornia* (12; 12).

Г. П. Яковлев

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

Поступило 15 XI 1983.

Mongolian dry steppe geosystems. A case study of Gurvan Turuu area. Results of the Polish-Mongolian Physico-Geographical Expedition. Vol. III. Geographical studies, special issue No. 2./Eds. A. Breymeyer, K. Klimek. — Wroclaw: Polish Academy of Sciences. Institute of Geography and Spatial Organization. 1983. 123 p. (**Геосистемы сухих степей Монголии. Опыт изучения района Гурван Туруу. Результаты польско-монгольской физико-географической экспедиции.** Географические исследования, вып. 2. Вроцлав. 1983)

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

Резензируемая монография написана группой польских и монгольских исследователей, объединенных совместной польско-монгольской экспедицией «Трансмонголия». В экспедиции по преимуществу работают специалисты из Институтов географии и устройства территории и геологии АН ПНР и Института географии и геокриологии АН МНР, кроме того, в них принимают участие также ученые из университетов Варшавы, Познани и Кракова и Института исследований леса в Расцине.

В монографии 13 глав, Предисловие редакторов и их «Заключительные замечания». В Предисловии, в частности, сказано, что в основу книги положены данные, собранные в период 1976—1980 гг. на трансекте, имеющей длину 10 км и пересекающей характерный для Центральной Халхи ландшафт в районе станции Гурван Туруу (по железной дороге Улан-Батор—Пекин). Куратором исследований абиотических элементов ландшафта был K. Klimek, а биотических — A. Breymeyer.

Имеющая широтную ориентацию трансекта пересекала различные геологические структуры и элементы рельефа с колебаниями высот от 1300 до 1600 м над ур. м., что было достаточным для того, чтобы проявились существенные различия гидротермического фактора, являющегося в условиях этого района ведущим. Высотные различия разных местообитаний усиливались также и влиянием экспозиции. В центре долины расположен временный водоток, что обусловливает аккумуляцию солей и формирование солончаковатых лугов.

Основная часть материалов для характеристики продукционного процесса была собрана всего за один полевой сезон, что, конечно, снижает их ценность. Тем не менее такие разовые оценки параметров экосистемы имеют право на жизнь, тем более что польские ученые и их монгольские коллеги выполнили исследование по очень полной программе и на высоком теоретико-методическом уровне.

Первые 6 глав («Природные условия западной части Средне-Халхасской равнины», «Геология района Гурван Туруу», «Происхождение основных форм рельефа», «Основные черты мезо- и микроклимата», «Циркуляция воды», «Геохимические особенности ландшафта») посвящены характеристике абиогенных компонентов, и потому мы не будем их рассматривать, подчеркнув в целом очень тщательный и целенаправленный подбор данных о факторах, влияющих на процессы формирования биогенных компонентов экосистем.

Отметим лишь как наиболее ценные данные о микро- и мезоклимате (графики радиационного баланса при разных типах погоды, годичные изменения влажности воздуха, графики распределения температуры в приземном слое воздуха и почве), карту поверхностных вод, сведения по геохимии ландшафта в сопоставлении с закономерностями растительности, карту инфильтрационных особенностей почв. Подобный всесторонний анализ географической среды не был выполнен даже на стационарах совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР (исключая лесостепной стационар на Хангае).

Мы начнем рассмотрение содержания монографии с главы 7 «Мозаика почв», написанной A. Kowalkowski. Почвы трансекты были закартированы в масштабе 1 : 5000, легенда включает 26 номеров, объединенных в 3 группы зональных (различные варианты каштановых почв), горных (темно-каштановые почвы разной степени скелетности) и интразональных (различные типы солончаков,

от лугово-торфянистых до полупустынных). Не возражая против самого принципа этого группирования, можно оспаривать точку зрения автора чисто терминологически: при высоте свыше 1300 м над ур. м. вряд ли можно говорить о зональных почвах; каштановые почвы так же отражают явления вертикальной поясности, как и темно-каштановые. По этой причине лучше использовать понятия о равнинных и горных почвах. Безусловно, сильной стороной этой главы является ее насыщенность аналитическими данными, хорошо раскрывающими физические (водно-воздушный режим, механический состав) и химические свойства почв. Внимания заслуживает раздел о реликтовых почвах, которые свидетельствуют о былом влажном и холодном климате.

Глава 8 «Отношения почв и растительности» (Kowalkowski, Matuszkiewicz, Roo-Zielińska, Solon) выполнена методически безупречно. Почвоведы и ботаники классифицировали и выявляли пространственные закономерности почв и растительности независимо и лишь после этого сопоставляли полученные данные. Это исключило возможность «подтягивания» данных и позволило объективно установить уровень взаимообусловленности этих компонентов ландшафта.

Растительность на основе физиономических и флористических критериев подразделена на 9 типов, которые в силу локальности данных не получили синтаксономических рангов, 5 типов представляют сухие степи, 1 — чиевники и 2 — солончаковатые луга разной степени засоления со *Suaeda corniculata* и без нее.

Авторы (со ссылкой на работы А. А. Юнатова) считают описанные ими сообщества южным вариантом сухих степей, что подтверждается приводимым списком видов. Однако они вряд ли правы в своем утверждении, что *Caragana microphylla* дифференцирует южную и северную подзоны сухих степей. Этот вид при соответствующих эдафических условиях (кстати, отношение к факторам почвенной среды для *C. microphylla* польские коллеги показали очень полно и правильно) может быть распространен по всей полосе сухих степей и своими северными границами (или при вертикальной поясности соответственно верхними) отражает смену богаторазнотравных луговых степей сухими. Закономерности смены флористического состава зоны сухих степей были недавно предметом количественного анализа (Даважамц и др., 1975; Миркин, Наумова, 1983).

Наибольшую ценность представляет рис. 31, построенный по принципу обычной квадратной матрицы со строками — типами сообществ и столбцами — таксонами почвенной классификации. Авторы показывают, что в «сухостепной части» сообщества более или менее индифферентны к единицам почвенной классификации и один тип связан с 4—10 разными почвами. Связь становится прочной только в той части таблицы, где показаны солончаковатые почвы и соответствующие им чиевники и солончаковатые луга с *Iris biglumis*, *Carex enervis*. Этот вывод ранее при работе на Хангае в аналогичных по зональному положению степных сообществах был обоснован статистически (Максимович и др., 1974). Действительно, состав растительных сообществ реагирует не на общую морфологию почвенного профиля (которая лежит в основе классификации почв), а только на те его признаки, которые индицируют ведущие факторы среды и в первую очередь увлажнение и засоление.

Глава 9 «Сезонная динамика надземной фитомассы» (Matuszkiewicz, Roo-Zielińska, Solon) написана по 6 учетам, проведенным в течение одного вегетационного сезона в июне—сентябре). Методика учетов была хорошо продумана и обеспечивала полную статистическую достоверность всех полученных данных, которые тщательно интерпретированы. Показано, в частности, что только под сообществами с участием *Caragana microphylla* можно отметить статистически достоверный пик накопления ветоши в конце сезона, что связано с опадом листьев и цветков и приносом ветоши ветром. Работа Ч. Санчира с соавторами (1972) об аналогичных сообществах авторам, по-видимому, неизвестна, в ней также указывается на накопление под кустами *C. microphylla* приносимого ветром материала и на те различия в распределении видов внутри сообщества, которые вызывает этот процесс.

Авторы исследовали отавность сообществ и показали, что она максимальна в начале и в конце вегетационного сезона и минимальна в июле; оценили сред-

ние значения интенсивности продукционного процесса разных сообществ (от 0.95 до 2.75 г/м²/день). Все полученные данные сопоставлены с результатами многолетних исследований, которые проводились совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедицией АН СССР и АН МНР (цитируются работы Т. К. Гордеевой, Р. В. Суховерко, Ю. М. Мирошниченко и др.).

Глава 10 «Стратиграфия растительной биомассы» (Matuszkiewicz, Roo-Zielińska, Solon) наиболее интересна результатами анализа распределения подземной массы, которую изучали в горизонтах 0—5, 5—10, 20—40 и 40—60 см. Первоначально оценивали средние значения подземной фитомассы в каждом горизонте и их вариацию, а затем рассчитывали отношение всей надземной фитомассы к подземной. Общее количество подземной фитомассы в изученных сообществах менялось от 1000 до 5000 г/м². Во всех сообществах максимальным насыщением корней (до 35 %) характеризовался приповерхностный горизонт 0—5 см. Коэффициенты вариации массы корней вдоль профиля менялись нелинейно и имели 2 максимума — в верхней и нижней его части. Надземная фитомасса составляет 3—7 % от подземной и варьирует в более широких пределах, чем подземная. Соотношение надземной и подземной масс во всех изученных сообществах было достаточно стабильным — около 1 : 34. Эта стабильность, с одной стороны, связана с ограниченностью экологического диапазона, в котором проведено исследование, с другой — она усиливается все той же «точечностью» оценок. В иных климатических условиях разные сообщества (особенно связанные с грунтовыми водами солончаковатые луга и чиевники и не связанные с ними сухие степи) будут продуцировать надземную фитомассу поразному, что изменит и соотношение надземной и подземной массы сообщества.

Глава 11 «Предварительное изучение фауны» (Breymeyer, B. Grabińska) должна быть предметом рассмотрения специалиста-зоолога.

Глава 12 «Скорость разрушения чистой целлюлозы и ветоши» (Breymeyer, Grabińska) чрезвычайно важна для изучения продукционного процесса, так как позволяет в дальнейшем оценивать бюджет продуктивности, сопоставляя статьи прихода за счет продуктивности и расхода при разложении надземной и подземной фитомассы. Континентальность климата и насыщенность почвенного раствора токсичными солями обусловливают сравнительно невысокую интенсивность естественного разрушения органики. Так, на поверхности почвы интенсивность разрушения менялась от 2.6 мг/г/день (сухая степь с *Caragana microphylla*) до 9.5 мг/г/день (солончаковатый луг). Интенсивность разложения чистой целлюлозы почвы, напротив, была минимальна на солончаковатом лугу (6.5 мг/г/день) и максимальна в почве сухой степи (13.4 мг/г/день).

В главе 13 «Бюджет продукции и разложения органического вещества» авторы показали, что по типу бюджета все сообщества разбиваются на 2 четко дифференцированные группы. В степных сообществах соотношение продукции и разложения меняется в пределах от 2.96 до 2.62, а в сообществах солончаковатого луга этот показатель возрастает до 35.2 (за счет низкой скорости разложения корней и высокой продукции надземной фитомассы).

В «Заключительных замечаниях» редакторы подчеркивают стабильность изученной геосистемы и сопоставляют полученные результаты с аналогичными данными для степных экосистем Евразии и прерий Америки и формулируют общие выводы, кратко повторяющие содержание глав книги.

Монография польских исследователей не лишена некоторых недостатков, о которых уже было сказано в рецензии, и главный из них — краткосрочность наблюдений. Тем не менее методическая четкость и тщательность интерпретации позволяют говорить о том, что книга об экосистемах Гурван Туруу является ценным вкладом в изучение природы МНР. Авторы цитируют 40 работ советских исследователей, однако им можно пожелать в дальнейшем еще более широкого охвата советской литературы, что поможет плодотворному международному сотрудничеству при изучении уникальной природы Монголии.

ЛИТЕРАТУРА

Даважамц Ц., Дашням Б., Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М. Опыт сравнительного анализа топоклинов растительности степей и пустынь Центральной Монголии. — В кн.: Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа: Изд-во

БФАН СССР, 1975, с. 189—212. — *Максимович С. В., Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М., Мухаметшина В. С.* Опыт координации растительности Северо-Восточного Хангая. — В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа: Изд-во БФАН СССР, 1974, с. 43—46. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Анализ экологии семейств на топоклине «пустыня—степь» в Центральной Монголии. — Биол. науки, 1983, № 3, с. 55—61. — *Санчир Ч., Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М., Цаганмаам Д.* О микрогруппировках *Caragana microphylla* в сухих степях Средне-Халхасского района Монгольской Народной Республики. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 964—971.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 26 IX 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524 (038) Бот. журн., т. 70, № 1

Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. Толковый словарь современной фитоценологии. — М.: Наука, 1983. 134 с. Т. 7400. Ц. 80 к.

TUGANAYEV V. V. *B. M. MIRKIN, G. S. ROSENBERG.* MODERN PHYTOCOENOLOGY DICTIONARY. 1983

Рецензируемая монография — вторая совместная книга уфимских фитоценологов Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга. Первая — «Фитоценология. Принципы и методы» была опубликована в 1978 г. и была удостоена второй премии Московского общества испытателей природы.

«Толковый словарь современной фитоценологии» авторы считают непосредственным продолжением работы в области систематизации представлений в теории и методах фитоценологии, который они рассматривают как «несравненно более полное и современное руководство» (с. 3). Из «Предисловия» читатель узнает об истории создания подобного рода справочных руководств по фитоценологии, о структуре «Словаря» и о том, что среди тех, кто прочли его перед сдачей в печать и высказывали свои замечания, такие известные советские фитоценологи, как Т. А. Работнов, В. И. Василевич, В. Н. Голубев, О. С. Гребенщиков, С. Д. Дыренков, Ю. Н. Злобин, В. С. Ипатов, В. В. Мазинг. Авторы сделали все возможное, чтобы «Словарь» своим содержанием удовлетворил самые широкие круги фитоценологов. В целом, несмотря на ряд вызывающих возражения моментов, эта задача бесспорно решена. В компактной форме Миркин и Розенберг дали представление о состоянии теории фитоценологии, используемых терминах, основных методах. С самого начала можно обвинить авторов в субъективности и чрезмерной перегруженности текста математическими выражениями — разного рода коэффициентами, мерами, индексами и т. д. Но, создавая книгу, Миркин и Розенберг предусмотрели возможные замечания рецензентов по этому поводу, поэтому сами отметили, что они «. . . до некоторой степени были субъективны и отбирали лишь те понятия и термины, которые считали употребительными и полезными для современной фитоценологии» (с. 4). Понятно, что если термины взяты, что называется, «с переднего края науки», то в этом случае элемент субъективизма неизбежен; присутствие в заголовке книги слов «современная фитоценология» делает это вполне допустимым и даже неизбежным. Математизация в фитоценологии в настоящее время, чувствуется, идет на спад. Тем не менее обращение к математической статистике — явление, достаточно частое, и собрание воедино всех математических формул с объяснением их — дело весьма полезное, нужное. Те же, кому они не интересны, могут их попросту не читать. Однако авторов можно упрекнуть в том, что, давая иногда десятки формул для измерения одного и того же свойства или признака сообщества, они не показывают сферы применения той или иной формулы. Например, какой из многих индексов гомогенности и гомотонности предпочтительнее, совершенно неясно.

Авторы включили в «Словарь» достаточно много терминов. Для 66 из них, которые выражают узловые понятия современной фитоценологии, написаны

довольно пространные статьи энциклопедического характера, для 400 приводятся краткие пояснения, дополняющие содержание 66 указанных статей. 124 термина приводятся с отсылкой к одной из статей и, наконец, несколько сотен терминов (из смежных наук, устаревших и редко используемых) лишь упомянуты в статьях и не вынесены в качестве отдельных статей.

Общий современный (правильнее — субъективно современный) крен содержания «Словаря» не помешал авторам в то же время рассмотреть основные понятия «классической фитоценологии». Среди них — все синтаксоны традиционной для отечественной фитоценологии классификации по доминантам (тип растительности, формация, класс формаций, группа ассоциаций, класс ассоциаций), понятие «биологически равноценных местообитаний», система фитоценотипов В. Н. Сукачева, система единиц геоботанического районирования, понятия коренной и интразональной растительности, фратрий формаций и т. д. Довольно полно рассмотрены основы геоботанического картографирования и состояние учения о фитоценохорах, развиваемого лабораторией картографии отдела геоботаники БИН АН СССР. Таким образом, можно говорить о том, что авторы сумели справиться с задачей отбора из огромного числа терминов и понятий нужных, устоявшихся, без которых трудно понять смысл новых и невозможно делать исторический экскурс в отечественную и зарубежную фитоценологию.

Какие же статьи из числа «энциклопедических» производят наиболее благоприятное впечатление своей завершенностью? Во-первых, статья о парадигмах в фитоценологии. Это по существу новая теоретическая разработка авторов, показывающая смену представлений о дискретности концепцией континуума. Следует сказать, что концепция континуума в отечественной геоботанике получила широкое распространение еще в конце 50-х годов текущего столетия, но Миркин и Розенберг очень четко показали процесс развития методологии геоботаники, да и само введение в фитоценологию понятия парадигмы полезно. Во-вторых, безусловно интересны все статьи, посвященные классификации растительности. Вопрос этот в «Словаре» отражен довольно полно и от статей «Классификация» и «Классификация фитоценозов» читатель легко находит соответствующие отсылки к статьям о различных типах классификаций — генетической, физиономической, флористической, экологической, к системам ценомеров и ценохор, к различным методам классификации.

В цикле классификационных статей, на который приходится едва ли не треть объема книги, особо проявляется уже отмеченная целенаправленная «субъективность» авторов — их увлечение принципами флористической классификации и желание полемизировать с представителями других классификационных направлений, хотя толковый словарь — не самое удобное издание для такого рода споров. Быть может, авторы даже чрезмерно увлеклись в пылу полемики, которая сегодня существует вокруг проблем классификации. Однако в целом акцент на положительных сторонах флористических классификаций, принципы которых универсальны, а методы и формы документации результатов наиболее разработаны, как представляется рецензенту, должен рассматриваться как достоинство «Словаря», соответствующее современному ходу развития отечественной фитоценологии. Интересны статьи о стратегиях у растений. Этот вопрос, наиболее плодотворно изученный в 30-х годах Л. Г. Раменским и активно разрабатываемый в настоящее время Работновым, весьма полезен для фитоценологии. Стремление выделять эдификаторы даже в сообществах пустынь, где организующим началом являются факторы внешней среды (крайний дефицит влаги), или называть эдификаторами культурные растения, обладающие крайне слабыми средообразующими свойствами, не способствует правильному пониманию закономерностей организации фитоценозов и роли отдельных видов в сложении сообществ.

Введенные Раменским понятия «виолентность», «патиентность» и «эксплерентность» с теми дополнениями, которые внесены в дальнейшем работами о стратегиях растений, лучше соответствуют природе явлений, чем применение системы Сукачева и его последователей к любым сообществам от пустынь и группировок эфемерных растений до еловых лесов и сфагновых болот. Систему фитоценотипов Сукачев разработал для бореальных лесных сообществ, и сферу ее

использования по этой причине следует ограничить. Рецензируемый «Словарь» способствует выполнению и этой задачи.

Не менее информативны статьи о динамике сообществ — сукцессиях, эволюции сообществ, концепции климакса. Авторы в этом случае активно защищают классификацию форм динамики растительных сообществ, которая была предложена Сукачевым, и делают это весьма убедительно.

Понятия «сингенез», «эндоэкогенез», «гейтогенез», «гологенез», как показало применение их при анализе динамики растительного покрова в отечественной геоботанике, весьма удобны и правильно отражают суть процессов смен растительности. Заслуживает одобрения и активная пропаганда представлений Р. Уиттекера о сеткообразной эволюции сообществ, что наиболее полно выражает филоценогенетический аспект парадигмы континуализма, особенно применительно к «открытым» сообществам. Также в соответствии с общей постановкой вопроса Сукачевым рассмотрена горизонтальная структура сообществ, формы этой структуры систематизированы с учетом разработок, осуществленных Работновым.

Заслуживает отдельного рассмотрения использованный список литературы, включающий 178 современных монографий. Авторы пишут, что их «Словарь» одновременно «путеводитель» по монографиям фитоценологии. Это весьма удачная особенность книги, так как после почти каждой статьи читатель находит минимум литературы, что позволяет ему затем расширить свои представления по любому из обсуждаемых вопросов. Авторы (и прежде всего Миркин) хорошо знают мировую литературу по фитоценологии. Они ежегодно публикуют рецензии на новую литературу на страницах «Ботанического журнала», «Экологии», «Журнала общей биологии» и «Бюллетеня Московского общества испытателей природы» (отдел биологический). Это знание новой и новейшей литературы хорошо проявляется в рецензируемой книге и должно быть отнесено к ее достоинствам.

Остановимся на частных недочетах книги. Как уже указывалось в начале рецензии, «Словарь» перегружен материалами по количественной фитоценологии. Авторы уделили статистическим методам непропорционально много внимания по сравнению с тем вкладом, что внесла и вносит количественная фитоценология в общую фитоценологию.

Нам представляется, что толковые словари должны иметь более «нейтральный», информационный характер. Что же касается «Словаря» Миркина и Розенберга, то он по своему содержанию имеет полемическую окраску. Возможно, это не упущение, а, наоборот, одна из заслуг (разве плохо, когда авторы смело высказывают свое суждение?), но как в учебных руководствах, так и справочниках и толковых словарях полемический тон должен уступить спокойному изложению материала.

В целом достаточно логическое изложение книги периодически нарушается разноречивым толкованием сходных понятий. Например, сопоставим два понятия — «фитоценоз» и «агрофитоценоз». Первое трактовано как совокупность сосудистых или во всяком случае автотрофных организмов, а в состав агрофитоценоза включены, кроме них, и бактерии, и грибы. Поскольку грибы и бактерии составляют самостоятельные царства живых организмов, правильнее их не включать в фитоценоз, который следует рассматривать, как предлагают Василевич (1983) и Работнов (1983), лишь как совокупность растений в современном понимании.

Нередко лаконизм изложения приводит к неполноте. Так, рассмотрев функцию сообщества и говоря о биологической продуктивности, авторам следовало бы привести хотя бы небольшую таблицу о биологической продуктивности зональных типов растительности и агроценозов. Слабо использована терминология частных дисциплин фитоценологии, особенно ее прикладных разделов.

Тем не менее достоинств у новой книги, бесспорно, намного больше, чем недостатков. Она моментально исчезла с прилавков магазинов. Издательство «Наука» не учло того, что такие книги нужны значительно более широкому кругу читателей, чем только геоботаникам. И еще: словари должны издаваться в твердой обложке, так как этот тип книг используется интенсивно. Предложенное читателю оформление книги (мягкий бумажный переплет) — ошибка издательства.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. Изд. 2-е. М.: Изд-во МГУ, 1983. 291 с.

В. В. Туганаев.

Ижевский государственный университет.

Получено 2 I 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524 (038) Бот. журн., т. 70, № 1

Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. Толковый словарь современной фитоценологии. — М.: Наука, 1983. 134 с. Т. 7400. Ц. 80 к.

KUZMICHEV A. I. *B. M. MIRKIN, G. S. ROSENBERG.* MODERN PHYTOCOENOLOGY DICTIONARY. 1983.

Современную геоботанику отличает возрастающий поток терминов. Попытку ее унификации дважды предпринимал Б. А. Быков (1967, 1973). В последние годы в связи с публикацией в СССР работ зарубежных исследователей, выходом учебников и руководств, написанных в разном плане, а также многочисленных геоботанических очерков с использованием флористических критериев появилась необходимость издания более специализированного словаря, ориентированного на новые понятия и термины. Эту нелегкую работу взяли на себя Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг, выпустившие «Толковый словарь современной фитоценологии». Как пишут в аннотации авторы, он одновременно является введением в фитоценологическую литературу монографического характера. Содержание «Словаря» в общем могло бы послужить основой для подобной монографии, однако способ подачи материала в данном случае в алфавитном порядке следует признать неудачным. Вряд ли кто станет постигать основы какой-либо науки, используя справочную литературу. По форме и содержанию это словарь, анализ которого является целью данной рецензии.

Авторы отмечают, что структура «Словаря» подчинена идее создания микроэнциклопедии, основа которой — 66 статей увеличенного объема. В них рассматриваются крупные кустовые понятия. От этих центральных статей в качестве «ветвей» отходят меньшие по объему статьи, освещающие более частные понятия и термины. Кроме них, «Словарь» включает термины из смежных областей науки. Общее количество статей — 1135. Издание рассчитано на широкий круг читателей. Достоинством «Словаря» является большое количество статей, прямо или косвенно связанных с количественной экологией растений (около 25 % от числа основных терминов). В этом отношении «Словарь» представляет интерес и для биологов других специальностей, например гидробиологов. В книге довольно полно отражены новые понятия и термины, вошедшие в обиход отечественной геоботаники за последние 15—20 лет.

Однако наряду с положительными сторонами «Словарь» не свободен от недостатков. Прежде всего задуманная авторами идея объединения микроэнциклопедии и Введения в фитоценотическую литературу привела к тому, что «Словарь» оказался неудобным в пользовании. Это — бесконечная система отсылок к другим статьям «Словаря» (особенно в так называемых скелетных). Для примера укажем, что статья «Фитоценоз» на с. 116 при небольшом объеме содержит около 30 отсылок. В данном и десятках им аналогичных случаях один термин объясняется посредством других. Авторы поставили читателя в трудное положение, поскольку назначение любого толкового словаря еще со времен Даля дать краткую и достаточно полную справку по тому или иному вопросу при минимальном количестве отсылок.

Авторы справедливо отмечают, что синонимика в фитоценологии устрашающе развита. Где, как не в толковом словаре, следовало бы ее упорядочить и унифицировать. Однако авторы ограничились лишь отбором некоторых терминов и, реализуя идею Введения в фитоценотическую литературу, узаконили синонимику. Например, рассмотрим кустовой термин «Фитоценотипы. . .». Вопрос о фитоценотипах — один из узловых в фитоценологии, в настоящее время он

сильно усложнен и запутан, что и фиксируется авторами. При этом внимание акцентируется на мало известной схеме Ю. Р. Шеляг-Сосонко, по разным причинам не вошедшей в геоботанический обиход. В данном случае авторы не дают самого главного — отбора терминов и их синонимизации, и остается неясным, каких же принципов и подходов необходимо придерживаться. В неопределенном положении оказывается читатель и при обращении к статье «Смена аспектов». Классический, отработанный в степях глазомерный метод последовательных описаний внешнего вида фитоценоза авторы считают субъективным. В то же время у них нет уверенности и в целесообразности использования количественных параметров, поэтому они идут на компромисс, что и по форме, и по стилю совершенно неприемлемо для толкового словаря. Можно только догадываться, что в зависимости от целей и задач исследований могут быть использованы классические или более современные методы изучения смены аспектов. Адвентивные растения квалифицируются как «неумышленно привнесенные человеком виды растений, обычно сорные компоненты сообщества, вошедшие в фитоценоз под влиянием разрушения структуры сообщества внешними факторами». Из ботанической географии известно, что адвентивными считаются виды, занесенные из других областей (хрестоматийный пример: элодея канадская, попавшая в водоемы Европы из Северной Америки). В интерпретации авторов этот термин теряет первоначальный смысл и определенность.

«Словарь» в известной мере страдает так называемой избыточностью информации. Прежде всего это довольно подробный этимологический комментарий. Авторы указывают на такие тонкости, как связь термина с латинским или позднелатинским языком. Ничего предосудительного в этом нет, но кажется, что это было бы более уместным в специальных лингвистических словарях. В то же время не указан первоисточник, где был описан метод Джеглама, а для более полного знакомства с методом классификации Василевича—Норина читателя отсылают к работам не этих авторов, а Миркина и Розенберга.

Отдельные статьи воспринимаются как само собой разумеющиеся истины (например, «Планирование геоботанического исследования», с. 89). Статьи «Подход системный» (с. 89), «Сложность фитоценоза» (с. 102), «Система» (с. 102—103) изложены неконкретно и являются лишними. Вряд ли стоило приводить термин «Гильдия», который заведомо не привьется в отечественной литературе. Не имеет прямого отношения к фитоценологии термин «Архитектоника растительного покрова», заимствованный из работы Ю. К. Росса.

Под стать конструкции «Словаря» и его язык, отнюдь не всегда рассчитанный на широкий круг читателей. Статья «Устойчивость фитоценоза» (с. 114) в той трактовке, как она дана, вызывает недоумение: что это — небрежность изложения или позиция авторов: «. . .способность фитоценоза противостоять внешним изменениям в целях самосохранения» (разрядка моя.— *А. К.*). Если это кредо составителей, то оно отбрасывает современную фитоценологию ко временам Пачоского. Стремление авторов к современности привело к замене устоявшихся терминов новыми, необходимости в которых нет. Так, на с. 64 методы геоботанических маршрутных и стационарных исследований квалифицируются как соответствующие классы методов. Очевидно, что от такой простой замены слов геоботаника или фитоценология современнее не становится. Отметим, что термин «класс» по отношению к разным методам использовал Х. Х. Трасс (1976), но в конкретном историко-научном смысле. В данном же случае его употребление вызывает недоумение.

Основной недостаток «Словаря», на наш взгляд, состоит в том, что он отягощен грузом субъективных представлений авторов в отношении проблематики, методологии и истории геоботанической науки. Весьма спорным является привлечение для объяснения истории развития фитоценологии (и геоботаники вообще) теории американского историка науки Куна. Миркин и Розенберг, выводя парадигмы организмизма и концепции континуума, преувеличивают их значение для развития фитоценологии. По Куну, смена парадигм — явление более широкого масштабного плана, изменяющее общую картину мироздания. Для вполне конкретных областей знания, каковой является фитоценология, больше дает содержательный анализ, примером чему являются работы Г. И. Дохман (1973) и Трасса (1976).

Авторы не принимают во внимание специфики отечественной геоботаники, что особенно проявляется в трактовке терминов «геоботаника» и «фитоценология», которые многие советские исследователи понимают как синонимы. Авторы подчеркивают, что они придерживаются термина «фитоценология», подразумевая, как это видно из контекста, геоботанику в понимании западно-европейских исследователей, которая включает также географию растений игеографию растительности. В СССР оба последних направления в геоботанику обычно не входили и развивались в недрах ботанической географии, поэтому объем геоботаники, как это принято в СССР, в общем совпадает с фитоценологией западно-европейских исследователей.

Коллектив уфимских геоботаников (представителями которого являются авторы «Словаря») в отличие от старых сложившихся геоботанических коллективов страны не связывает себя жесткими рамками традиций, что проявляется, в частности, в использовании разнообразных методов, преимущественно количественных, и отчасти в противопоставлении современных подходов традиционным. Подобная позиция находит отражение и в «Словаре», ориентированном на самые новейшие течения и методы. Особенно это заметно в интерпретации терминов, относящихся к отечественной геоботанике, о методах и подходах которой авторы склонны говорить в прошедшем времени.

Как же на страницах «Словаря» преподносятся традиционные методы? Рассмотрим термины, относящиеся к широко распространенной в нашей стране эколого-фитоценотической классификации растительности. Таковая в «Словаре» не упоминается, и под ней, очевидно, следует понимать физиономическую классификацию, которая для советской геоботаники является пройденным этапом и, следовательно, как синоним ее рассматривать нельзя. Характеристику данной классификации заменяют рассуждения о возможностях ее применения при картографировании. Ни слова о том, что она использовалась и продолжает использоваться при бонитировке земель, а также при описании растительности отдельных районов и ее экологических типов. Характеристика отдельных синтаксонов этой классификации дается в статьях «Ассоциация», «Группа ассоциаций», «Формация» и др. При этом авторы не упускают возможности отметить и их недостатки, что для «Словаря» не может считаться корректным. Авторы, очевидно, пытаются опередить события, когда в статье «Ассоциация» пишут, что «в СССР длительное время ассоциации выделялись по физиономическому критерию. . .». В связи с этим уместно напомнить, что эколого-фитоценотическая классификация, которую авторы называют физиономической, далеко не исчерпала свои возможности, а если говорить о флористических классификациях, которые усиленно пропагандируются на страницах «Словаря», то опыт их применения в нашей стране далеко не во всех случаях следует считать удачным. Так, проведенный анализ классификации растительности бассейна Днепра параллельно с использованием флористических критериев и отечественного метода доминантов показал, что в первом случае все разнообразие лугов сводится к 12 ассоциациям (Шеляг-Сосонко и др., 1983). Для геоботаника, сколько-нибудь знакомого с пойменными лугами, совершенно очевидно, что в данном случае получается их искаженный образ. Эти укрупненные ненатуральные единицы еще можно интерпретировать фитоценотически, но вряд ли они могут представить интерес в хозяйственном отношении.

Недостатки при использовании флористических критериев в классификации растительности, особенно в работах башкирских геоботаников, были отмечены Е. М. Лавренко (1982). Было также показано, что методы Браун-Бланке, использованные рядом отечественных исследователей, в действительности не имели к ним никакого отношения (Александрова, 1982).

Интерес советских геоботаников к флористическим методам, в частности методу Браун-Бланке, — давний. В ситуации, возникшей несколько лет назад, можно было ожидать, что, наконец, они будут апробированы на обширной территории СССР в разных зонах и на разных типах растительности. Однако эта серьезная и вдумчивая работа была заменена многочисленными модификациями метода. Отрицательную роль играла и форма его внедрения — путем «экспорта», по Миркину (1981), вообще неприемлемая в науке. Подобный экспорт сопровождался издержками в отношении традиционных методов.

Спорным и дискуссионным является выдвигаемое положение о том, что тенденции развития современной фитоценологии отличает «ликвидация национальных школ и выработка единых принципов и методов исследования» (с. 117). На самом деле научные школы основываются на присущей каждой из них методологии, поэтому сближение школ, их интеграция возможны лишь в рамках разработки единых подходов, о чем говорить сейчас преждевременно. Множественность школ и методов еще долго будет определяющей чертой фитоценологии. Это обусловлено многогранностью самого объекта, где каждое направление «высвечивает» какую-либо отдельную сторону, поэтому утверждение авторов о необходимости единых подходов к изучению растительности, их стандартизации (чему сами они не следуют) не может быть принято полностью.

При объяснении терминов и понятий авторы в основном исходили из современной литературы. Между тем последняя не всегда дает полное и достаточно четкое представление о существе того или иного понятия. Покажем это на близком для нас вопросе, связанном с эволюцией фитоценозов. Авторы утверждают, что идеи генетической классификации фитоценозов зародились в России в трудах А. Н. Краснова, И. К. Пачоского, С. И. Коржинского. Эти исследователи — основоположники отечественной геоботаники — классификациями растительности на генетической основе не занимались и в своих работах по генезису и эволюции растительности выступали с чисто ботанико-географических позиций, а широко употреблявшийся ими термин «формация» не имел классификационного смысла. Попытки генетических классификаций в нашей стране были предприняты Е. Н. Синской, А. И. Лесковым, В. Б. Сочавой, в последнее время — П. Н. Овчинниковым, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Развернутого и аргументированного определения генетических классификаций авторы не дают. Столь же неудовлетворительно изложена статья «Эволюция фитоценозов». Решение этого вопроса по существу не пошло дальше представлений В. Н. Сукачева, взгляды которого, очевидно, и надо было бы привести. Без этого небольшая по объему статья, содержащая 11 отсылок, во многом теряет конкретность. Целесообразно было бы рассмотреть заслуживающий внимания термин «ценофилюм», предложенный Р. В. Камелиным (1979). В «Словаре» не нашли отражения интересные и многообещающие процессы интеграции фитоценологии и ботанической географии, связанные с так называемой активностью видов.

Подведем итог. Интересно задуманное по своей структуре издание, к сожалению, не достигло поставленных целей. Получилось эклектическое соединение неудобного в обращении «Словаря» со странной по форме монографией, где авторы приводят (в который раз!) личные и не всегда объективные взгляды на тенденции развития фитоценологии, ее проблематику и методы. В подобном виде вряд ли «Словарь» может оказаться полезным для широкого круга читателей, работающих в основном в русле традиционных понятий и методов. Во всяком случае пользоваться им надо с учетом высказанных замечаний.

Опыт издания рецензируемого и предшествующих «Словарей» Б. А. Быкова еще раз со всей очевидностью показывает, что их составление и подготовка под силу только большому и достаточно компетентному авторскому коллективу при участии Всесоюзного ботанического общества.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. О некоторых аспектах флористической классификации растительности. — Бот. ж., 1982, т. 67, № 11, с. 1449—1458. — *Быков Б. А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 167 с. — *Быков Б. А.* Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973. 214 с. — *Дохман Г. И.* История геоботаники в России. М.; Л.: Наука, 1973. 282 с. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 116 с. — *Лавренко Е. М.* Растительные сообщества и их классификация. — Бот. ж., 1982, т. 67, № 5, с. 572—580. — *Миркин Б. М.* Эколого-флористическая классификация в СССР: итоги и перспективы. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности. Тез. докл. Всес. совещ. по классификации растительности. Уфа, 1981, с. 3—5. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 249 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Афанасьев Д. Я., Соломаха В. А., Міркин Б. М.* Порівняння

домінантної та флористичної класифікації заплавних лук р. Дніпра. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 2, с. 70—85.

А. И. Кузьмичев.

Институт биологии внутренних вод АН СССР, пос. Борок, Ярославской области.

Получено 2 IV 1984.

УДК 655.512.582.259 Бот. журн., т. 70, № 1

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. ***Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiales*** **(2).** — Л.: Наука, 1982. **Определитель пресноводных водорослей СССР,** вып. 11 (2). 621 с. Т. 1400. Ц. 6 р. 70 к.

A. M. MATVIENKO. *G. M. PALAMAR'-MORDVINTZEVA. CHLOROPHYTA: CONJUGATOPHYCEAE, DESMIDIALES* (2). 1982

Рецензируемая книга является очередным выпуском 14-томной серии «Определителя пресноводных водорослей СССР». Этот выпуск посвящен крупнейшему порядку отдела зеленых водорослей — *Desmidiales.* Ввиду большого объема порядка (более 4000 видов) его публикация запланирована двумя частями. В рецензируемую вторую часть выпуска, вышедшую раньше первой, включены 17 родов из сем. *Desmidiaceae.* Определитель остальных родов этого семейства (*Docidium*, *Pleurotaenium*, *Triploceras*, *Tetmemorus*, *Euastrum*, *Micrasterias*) и двух других семейств порядка *Desmidiales* (*Peniaceae* и *Closteriaceae*), содержащих по одному роду, будет издан позднее как первая часть указанного выпуска 11. В обращении редакции к читателям (с. 5) такая необычная последовательность объяснена интересами советских альгологов, располагающих по первой части порядка десмидиевых книгой Е. К. Косинской.[1]

В кратком Предисловии (с. 7—8) говорится об особенностях и объеме порядка десмидиевых водорослей, о том, что в СССР определитель по этой группе издается впервые и ни в одной другой стране еще не издавался. Если к этому добавить, что преподавателям вузов и научным работникам сейчас приходится пользоваться для обучения студентов и аспирантов и в собственных исследованиях при определении представителей этой систематической группы 5-томной монографией десмидиевых водорослей Англии, изданной в 1904—1923 гг., большое значение вышедшего в свет определителя Г. М. Паламарь-Мордвинцевой представляется вполне очевидным.

По принятому для серии плану текстовая часть рецензируемого выпуска подразделяется в свою очередь на две части — общую и специальную, при этом общая часть касается всего порядка *Desmidiales* и ей, конечно, следовало бы быть при первой части вып. 11. Однако можно признать правоту редакции, поместившей общую часть именно здесь, так как подобные сведения в книге Косинской (1960) сильно устарели.

Общая часть делится на 4 раздела. В первом, посвященном общей характеристике десмидиевых водорослей (с. 9—20), говорится об основных признаках этих водорослей, их происхождении, родственных связях, распространении, практическом значении, методах сбора и изучения. Во втором разделе — о морфологии десмидиевых (с. 20—48) — довольно подробно излагаются сведения, необходимые при пользовании определителем, о форме клеток, строении оболочки, пор, порового аппарата, слизистого покрова и протопласта. Подробно описываются особенности вегетативного и полового размножения. Говорится о прорастании зигоспор, образовании спор бесполым путем и о наличии у многих видов тератологических форм.

---

[1] *Косинская Е. К.* Десмидиевые водоросли. Вып. 1. — В кн.: Флора споровых растений СССР. Т. V. Конъюгаты, или сцеплянки, ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960.

Описание морфологических особенностей обычно дополняется значительным числом иллюстраций. К сожалению, вероятно, из-за ограниченного объема здесь этого нет. Приведены всего 9 рисунков, из них лишь два (рис. 3 и 8) оригинальные. Подразделы о строении протопласта (с. 30—35), о прорастании зигоспор, образовании спор бесполым путем и о возникновении тератологических форм (с. 45—48) не имеют ни одного рисунка.

В третьем, очень важном разделе общей части (с. 48—55) дается обзор систем десмидиевых водорослей и излагаются взгляды автора по этому вопросу. Вполне обоснованно, на наш взгляд, автор книги поддерживает выделение сцеплянок в самостоятельный подотдел (*Conjugatophytina*) отдела зеленых водорослей (*Chlorophyta*) с разделением его единственного класса (*Conjugatophyceae*) на 4 порядка: *Mesotaeniales*, *Zygnematales*, *Gonatozygales* и *Desmidiales*. На основании разнообразия формы и структуры клетки, ее оболочки и строения порового аппарата с учетом данных электронно-микроскопических исследований в пределах порядка *Desmidiales* автор принимает три семейства: *Peniaceae*, *Closteriaceae* и *Desmidiaceae*.

Четвертый раздел общей части содержит список основных систематических сводок по этой группе.

Основной объем рецензируемого выпуска занимает специальная часть (с. 55—585), включающая описания 718 видов десмидиевых водорослей. Это результат огромного труда, затраченного автором на обработку материала.

Как обычно, специальная часть начинается с кратких диагнозов и ключей для определения таксонов всех рангов: от отдела до родов и видов. В ключе для определения родов приведены все роды сем. *Desmidiaceae* (с. 59), включая и те, которые в книге не описаны, а будут даны в первой части выпуска. Их названия заключены в квадратные скобки. Для родов, описываемых в книге, в круглых скобках указаны страницы.

Ключи построены гнездовым способом, преимущество которого над дихотомическим преподавателям, обучающим молодых специалистов, хорошо известно. Каждый вид в родовых ключах снабжен своим порядковым номером, что облегчает быстрое нахождение его описания в тексте.

Составление определительных ключей для родов, характеризующихся большим видовым составом,— дело чрезвычайно сложное. Автор книги вынуждена была для таких родов, не нарушая сквозной нумерации видов, ввести секции, что, с нашей точки зрения, вполне оправданно. Так, род *Staurodesmus* (с. 124), представленный 59 видами, разбит на 2 секции, род *Staurastrum* (с. 186), насчитывающий 113 видов, разбит на 3 секции. На 5 секций разбит род *Cosmarium* (с. 269), насчитывающий 328 видов. Только тот, кто имел дело с такими крупными родами, сможет вполне оценить труд, вложенный автором в составление предложенных им ключей. Необходимо сказать, что с этой невероятно трудной задачей автор хорошо справилась. Умело пользуясь гнездовым способом, автор сумела составить четкие, конкретные и удобные в работе ключи.

Диагнозы видов довольно полные, в основном составлены по единому отработанному плану. К видовым названиям дается перечень основных синонимов. Каждый вид, за очень редким исключением (например, *Cosmarium mamilliferum*, с. 444), снабжен рисунком, обычно состоящим из нескольких фигур. Отдельным абзацем выделяются данные о местонахождениях в СССР, многие из которых были обнаружены автором в процессе монографического изучения этой группы водорослей. Как правило, в конце описания вида даются критические замечания. Многие виды представлены довольно полно описанными и иллюстрированными разновидностями и формами.

Заимствованные из разных источников и оригинальные изображения видов и разновидностей смонтированы автором в сборные рисунки. К сожалению, некоторые из них оказались перегруженными фигурами. Например, на рис. 119 (с. 446) дано около 70 фигур, иллюстрирующих 33 видовых и внутривидовых таксона. Это приводит к тому, что описания некоторых видов оказываются помещенными далеко от иллюстраций. Так, например, на с. 445 описываются виды, изображения которых даны на страницах 440 (рис. 118, *Cosmarium trilobulatum*), 446 (рис. 119, *C. pseudooctangulare*) и 421 (рис. 112, *C. skujae*). Это затрудняет определение видов и ускоряет изнашивание книги. Очевидно, рисунки готови-

лись раньше, чем ключ для определения видов и описание последних. Кроме того, малые размеры многих фигур приводят к тому, что орнаментации оболочки клетки становятся трудно различимыми. Наконец, нельзя не отметить низкое качество отпечатков очень многих рисунков — бледные контуры и неприятный серый фон разной интенсивности. В этом повинны не только типография издательства, но и плохая бумага разной цветности, так как рисунки, воспроизведенные тоновым клишированием, требуют хорошей бумаги.

Как и в предыдущих выпусках, здесь хорошо подобраны шрифты для заголовков, подзаголовков и латинских названий таксонов разного ранга.

Очень хорошо, что в рецензируемом выпуске помещены, кроме уже обнаруженных в СССР, некоторые еще не найденные у нас виды. Судя по предпочитаемым ими местообитаниям, они могут быть обнаружены. Просторы нашей страны и большое разнообразие в ней экологических условий требуют именно такого подхода при написании «Флор» и «Определителей» по отдельным группам водорослей, иначе они будут быстро устаревать.

Очень громоздким и неудобным при цитации источника получилось название данного выпуска. На титульном листе читаем: «Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. *Chlorophyta*: *Conjugatophyceae*, *Desmidiales* (2)». При ссылке все это необходимо давать в библиографической карточке. Каждый будет пытаться как-то это сократить, и фактически первое сокращение уже сделано в данном выпуске (с. 6), в перечне выпусков всей обозначенной здесь серии — «Вып. 11 (1, 2). Зеленые водоросли: Десмидиевые — *Chlorophyta*: *Desmidiales* (2)». А можно было бы назвать выпуск еще короче — «Десмидиевые водоросли — *Desmidiales* (2)», а все остальное оговорить в Предисловии, что фактически там и сделано.

Необходимо сказать и о том, что тираж давно ожидаемой и впервые издаваемой книги Паламарь-Мордвинцевой очень мал (1400 экз.). Практика установления тиража издаваемой книги по уже имеющимся заявкам с точки зрения перспектив ее использования вряд ли является правильной. Следовало бы тираж книги устанавливать с некоторым запасом, имея в виду дополнительный спрос на нее в будущем. Данный выпуск «Определителя» долго готовился к выходу в свет, он должен и долго служить специалистам.

В конце специальной части рецензируемого выпуска в виде Приложения приводится небольшой раздел, посвященный таксономическим преобразованиям, сделанным автором (с. 577—585), содержащий 134 комбинации. Многие годы ни у нас, ни за границей не вели таксономического изучения десмидиевых водорослей в целом. Описывали новые виды, производили некоторые частные преобразования, объем порядка *Desmidiales* все время увеличивался. Глубокая монографическая обработка всей этой группы была необходима. Этот тяжелый и ответственный труд взяла на себя автор данного выпуска и, как мы полагаем, полностью справилась с этой задачей. Упомянутые выше «таксономические преобразования» являются наглядным свидетельством этого.

Алфавитный указатель латинских названий в книге составлен не по родам, как это было сделано в четвертом по нумерации, но первом по времени выхода в свет (1951 г.) выпуске, посвященном диатомовым водорослям, а по видам, вперемешку с названиями родов и таксонов более высокого ранга, как во всех остальных выпусках. Свое отрицательное отношение к такому построению алфавитного указателя мы уже неоднократно высказывали ранее. В рецензируемом выпуске неудобство пользования подобным указателем является еще более очевидным ввиду наличия у десмидиевых родов с очень большим числом видов. Например, родовое название *Cosmarium* в соответствии с числом видов пишется (при видах в скобках) в указателе полностью 328 раз.

В данном выпуске «Определителя» отсутствует и алфавитный перечень принятых сокращений фамилий авторов; такие списки ранее были только в выпуске по диатомовым (1951 г.) и недавно по харовым водорослям (1983 г.). Такой перечень, позволяющий узнавать полностью фамилии ученых, особенно нужен начинающим альгологам.

Приведенные здесь замечания в большинстве не адресованы непосредственно автору книги. Основным критическим замечанием в адрес автора (с. 56—57), равно как и в адрес авторов других выпусков, является то, что они не исполь-

зуют при построении ключей и в описании видов, родов и других таксонов водорослей данных о ступенях морфологической дифференциации их тел и типов таллома. Между тем эти данные не только облегчили бы составление ключей, но и сделали бы диагнозы таксонов всех рангов более полноценными.

Резюмируя, необходимо подчеркнуть, что рецензируемая книга Паламарь-Мордвинцевой является результатом кропотливого 25-летнего труда по изучению одной из наиболее трудоемких и слабо изученных групп пресноводных водорослей. Оригинальные рисунки, таксономические преобразования, критические замечания к видам, новые данные по экологии и распространению десмидиевых на территории СССР являются большим вкладом в альгологию. Приветствуя выход в свет этой важной, крайне необходимой для специалистов книги и выражая признательность автору, взявшей на себя нелегкий труд ее создания, пожелаем ей дальнейших успехов в подготовке к изданию первой части выпуска «Определителя» десмидиевых водорослей Советского Союза.

А. М. Матвиенко.

Харьковский государственный университет.

Поступило 28 VI 1983.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

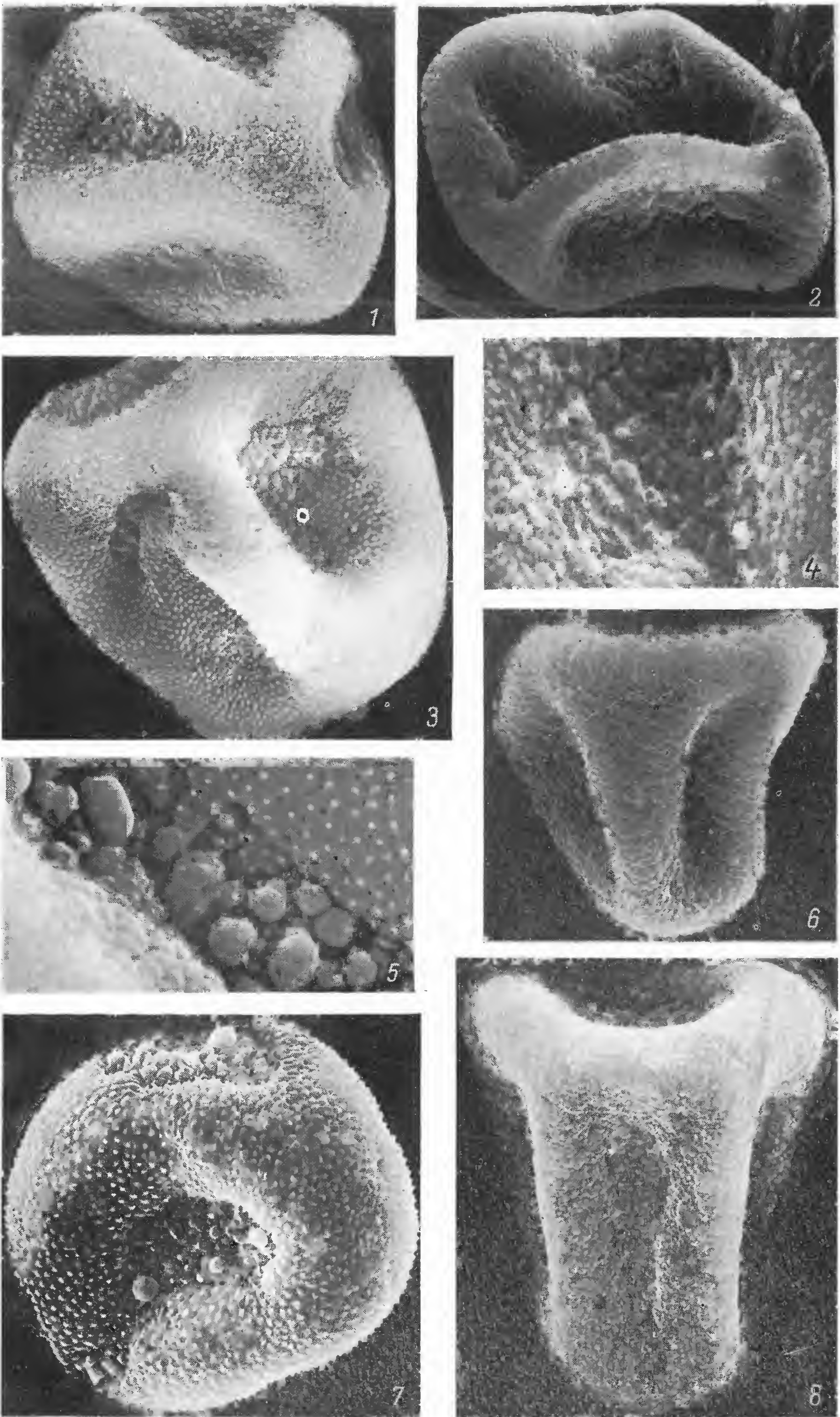


Рис. 1. Микрографии пыльцевых зерен видов родов *Cyperus* и *Kyllinga* (СЭМ).

1, 6 — *Cyperus alternifolius*, общий вид, ×2700; *2, 5* — *C. glaber* (*2* — общий вид, ×2200; *5* — скульптура мембраны бороздовидной апертуры, ×7500); *3* — *C. glomeratus*, общий вид, ×2700; *4* — *C. fuscus*, скульптура поровой мембраны, ×7500; *7* — *Kyllinga monocephala*, общий вид, ×3000; *8* — *Cyperus rotundus*, общий вид, ×2250.

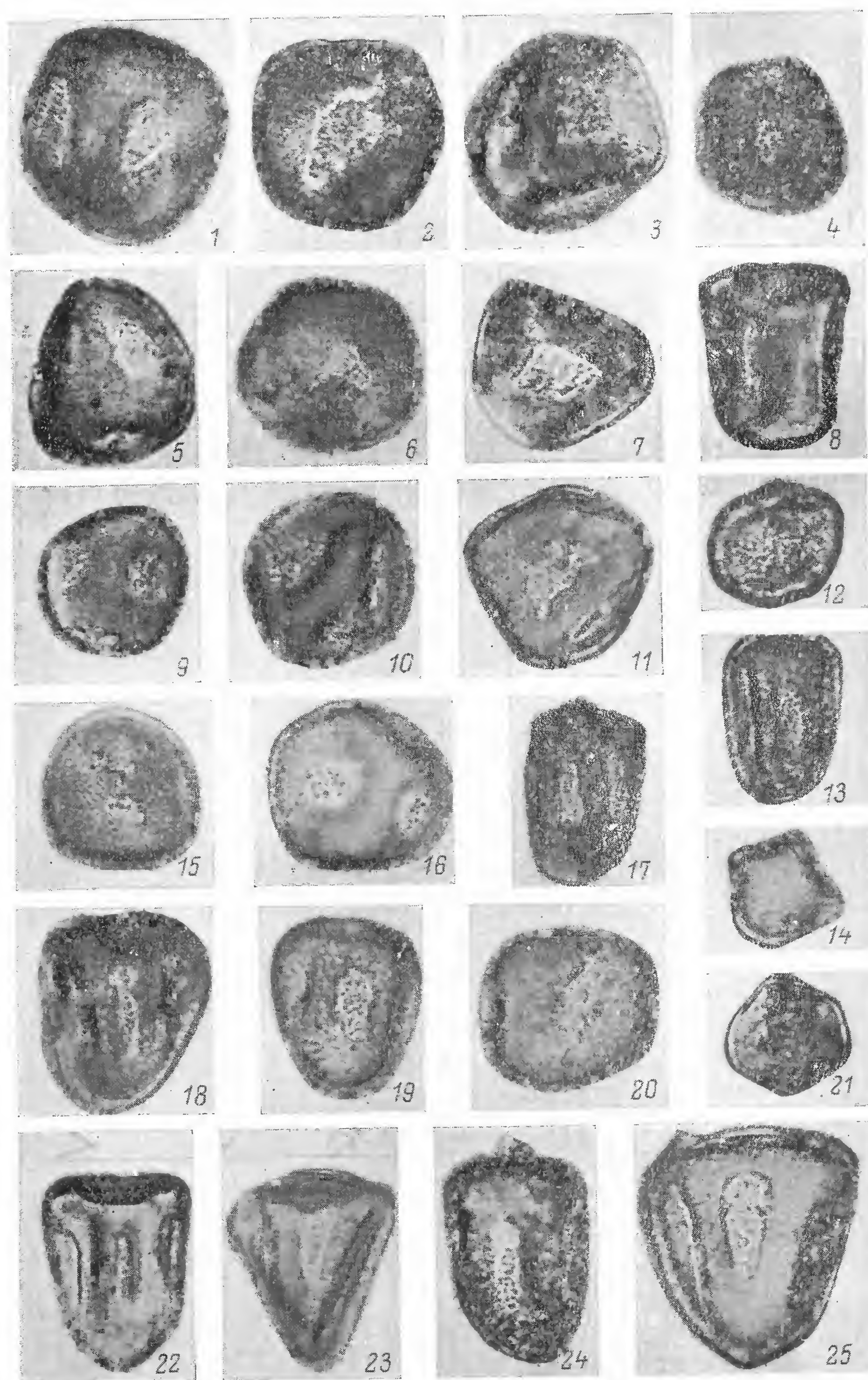
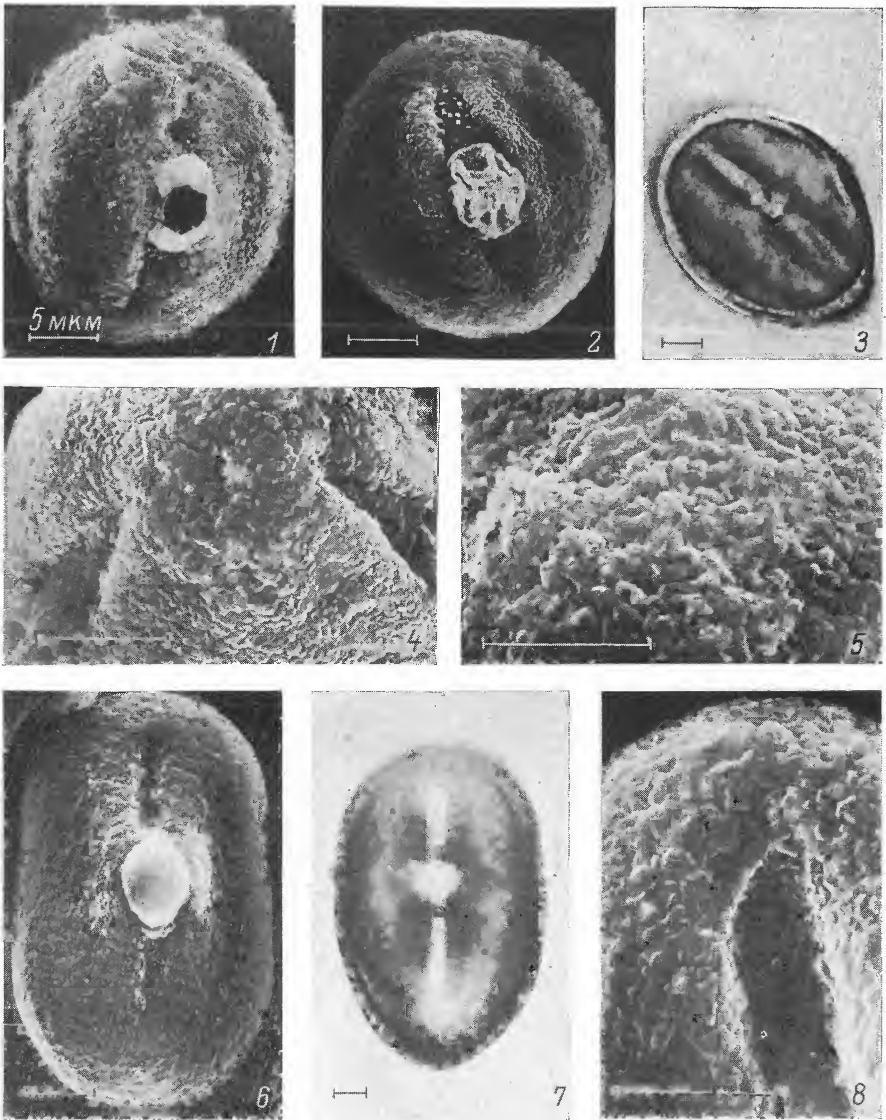


Рис. 2. Микрофотографии пыльцевых зерен видов рода *Cyperus* (СМ).

1, 2 — Cyperus difformis; 3, 7, 11 — C. glomeratus; 4, 8 — Cyperus papyrus; 5, 6 — C. glaber; 9, 15 — C. amuricus; 10 — C. fuscus; 12 — C. soongoricus; 13, 14 — C. diffusus; 16, 19 — C. alternifolius; 17, 21, 25 — C. esculentus; 18, 22 — C. longus; 20 — C. orthostachyus; 23 — C. badius; 24 — C. rotundus.



Пыльцевые зерна (п. з.) *Punica granatum* (*1—5*) и *P. protopunica* (*6—8*).

1 — ацетолизированное п. з., *2* — неацетолизированное п. з., *3* — общий вид, *4* — апокольпиум, *5* — участок скульптуры; *6* — неацетолизированное п. з., *7* — общий вид, *8* — участок поверхности в районе апертуры.

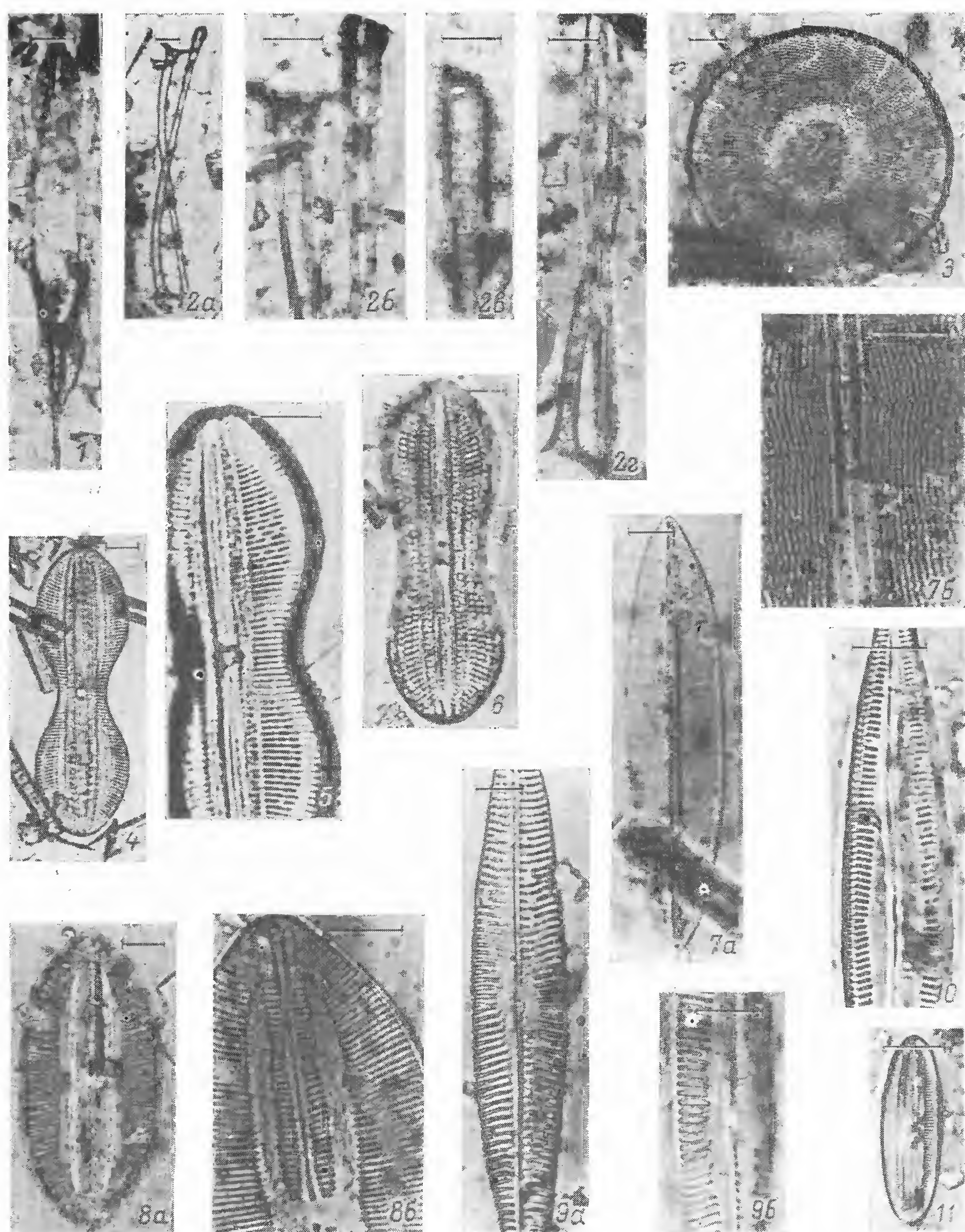


Рис. 2. Диатомовые водоросли из сарматских отложений п-ова Мангышлак.

1 — *Rhizosolenia styliformis*; *2а—2г* — *Rhizosolenia* sp. (*а* — соединение створок в колонию, *б* — концы отростков, *в* — цилиндрическое расширение на конце отростка, *г* — структура отростков); *3* — *Pontodiscus gorbunovii*; *4*, *5* — *Diploneis didyma* var. *élesdiana* (*4* — створка, *5* — структура створки); *6* — *D. bombus*; *7а*, *7б* — *Frustulia mártonfii* (*а* — створка, *б* — структура створки); *8а*, *8б* — *Navicula lyra* var. (?) (*а* — створка, *б* — структура створки); *9а*, *9б* — *N. hemilyrata* (*а* — створка, *б* — линеолированные штрихи); *10* — *N. palpebralis* var. *semiplena*; *11* — *N. seductilis* (масштабная линейка =10 мкм).

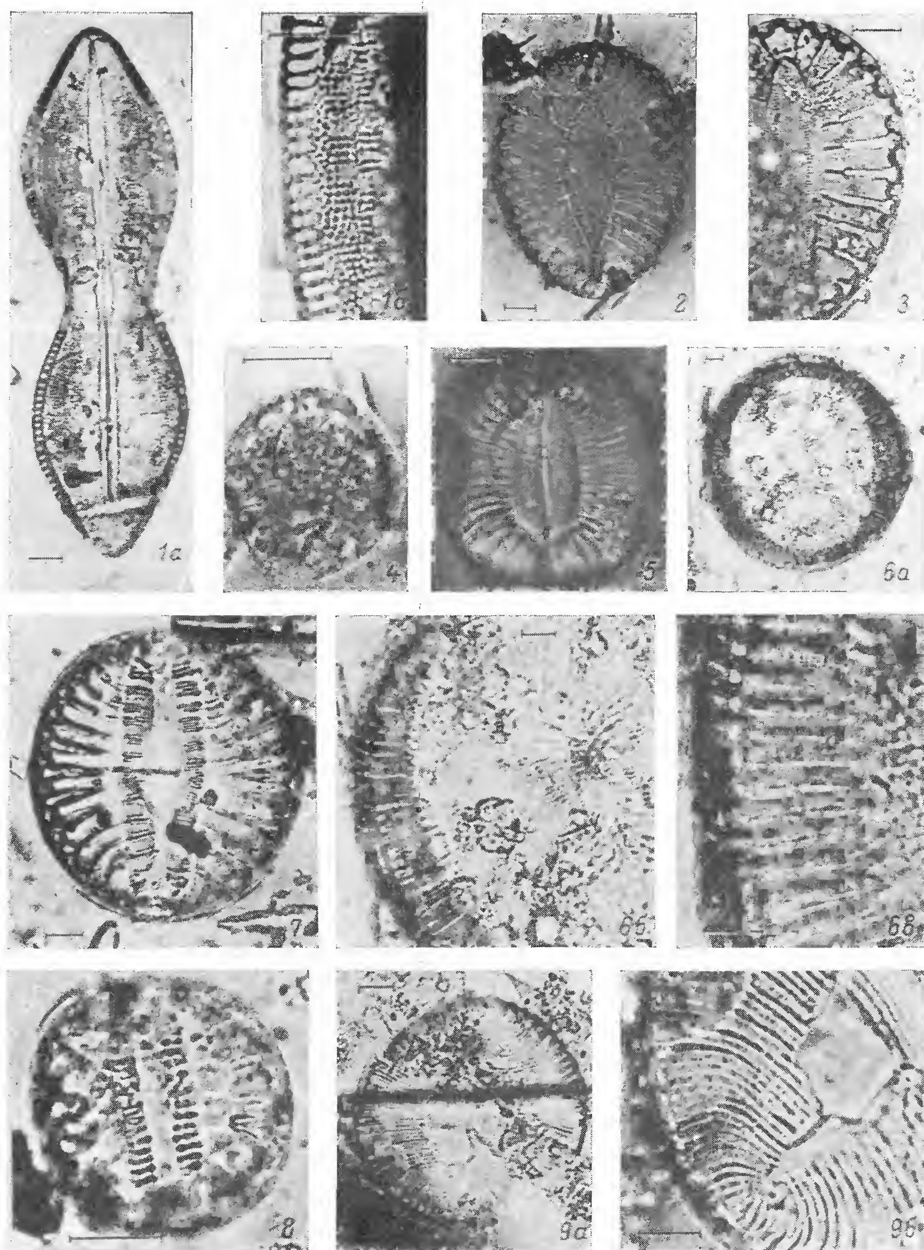


Рис. 3. Диатомовые водоросли из сарматских отложений п-ова Мангышлак.

1а, 1б — Dictyoneis mastogloidea (*а* — створка, *б* — деталь структуры створки); *2, 3* — *Surirella fastuosa* var. *cuneata*; *4* — *S. biharensis*; *5* — *Campylodiscus* aff. *eximius*; *6а—6в* — *C. limbatus* var. *astralis* (*а* — створка, *б* — структура створки, *в* — ребра по краю створки); *7* — *C. thuretii* var. *baldjikiana*; *8* — *C. thuretii* var. *thuretii*; *9а, 9б* — *C. kützingii* (*а* — створка, *б* — структура створки). (Масштабная линейка =10 мкм).

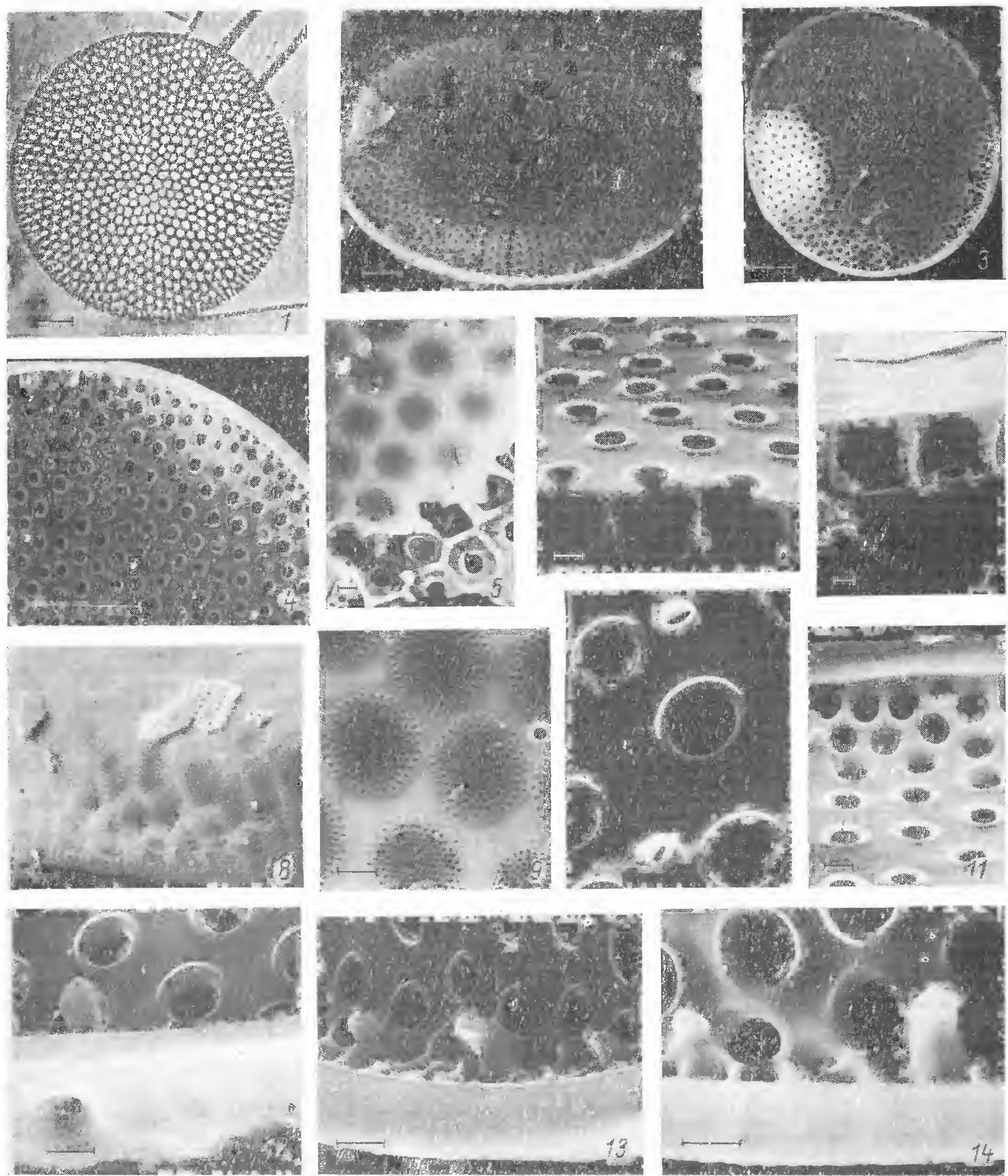


Рис. 1. *Coscinodiscus perforatus.*

1—3 — различные створки; *4* — часть створки с внутренней поверхности; *5—7* — строение ареол: крибрум с наружной поверхности створки, форамен — с внутренней; *8* — загиб створки с наружной поверхности; *9* — крибрум и наружное отверстие двугубого выроста; *10* — форамены и два двугубых выроста с внутренней поверхности створки; *11* — часть створки и загиб с внутренней поверхности; *12* — наружная и внутренняя части крупного двугубого выроста; *13, 14* — крупный и мелкие двугубые выросты в краевом кольце. (*1* — СМ; *2—14* — СЭМ; шкала, мкм: *1—4*=10; *5—14*=1).

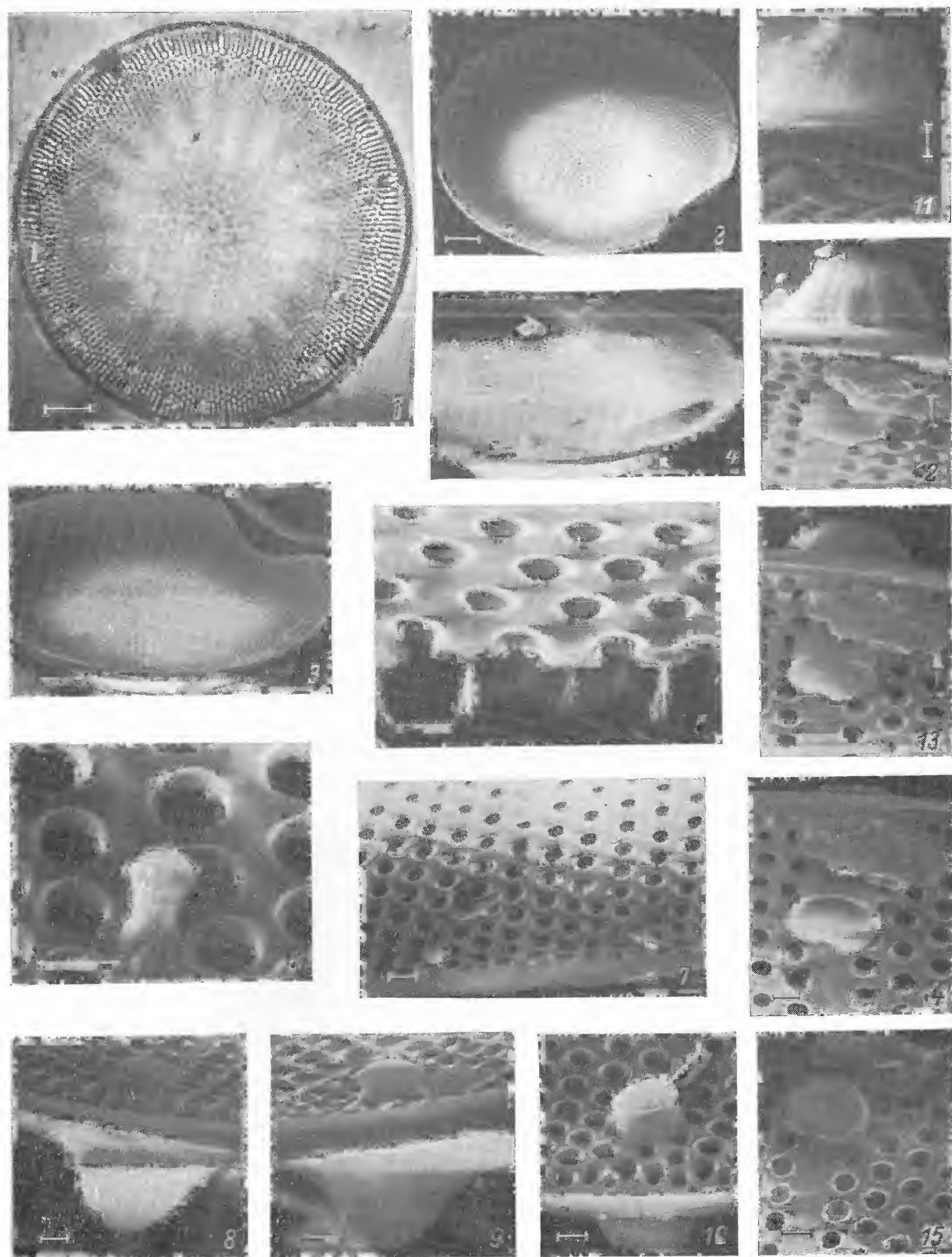


Рис. 2. *Coscinodiscus jonesianus.*

1—4 — различные створки; *5* — строение ареол: крибрум с наружной поверхности створки, форамен — с внутренней; *6*, *7* — краевые двугубые выросты с внутренней поверхности створки; *8—15* — структура макровыростов (*8—10* — наружная и внутренняя часть двух разных макровыростов одной створки; *9*, *10* — один и тот же вырост под разными углами; *11—15* — макровырост другой створки в разных ее положениях). (*1* — СМ; *2—15* — СЭМ; шкала, мкм: *1—4*=10; *5—15*=1).



Рис. 7. Спутничные хромосомы *Allium paniculatum* (*а*) и интерфазные ядра *A. paniculatum* (*б*) и *A. kunthianum* (*в*).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1985, т. 70, 1, 1—152